АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

5

МАЙ



ЛЕНИНГРАД

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *З. В. Гришина* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 03.02.78 г. Подписано к печати 20.04.78 г. М-20409. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10 = 14 усл. печ. л. Уч-изд. л. 16.09. Тираж 2815. Тип. зак. № 113.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
Ботанический журнал, тел. 218-36-12

1-я типография издательства «Наука», 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.9(571.651)

Б. А. Юрцев, С. А. Баландин, А. Е. Катенин, А. А. Коробков, В. Ю. Разживин, А. К. Сытин

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЦЕНТРАЛЬНОЙ, ВОСТОЧНОЙ И ЮЖНОЙ ЧУКОТКЕ (1974 и 1976 гг.)

B. A. YURTSEV, S. A. BALANDIN, A. E. KATENIN, A. A. KOROBKOV, V. YU. RASZHIVIN, A. K. SYTIN. FLORISTIC FINDS IN CENTRAL, EASTERN AND SOUTHERN CHUKOTKA (1974 and 1976)

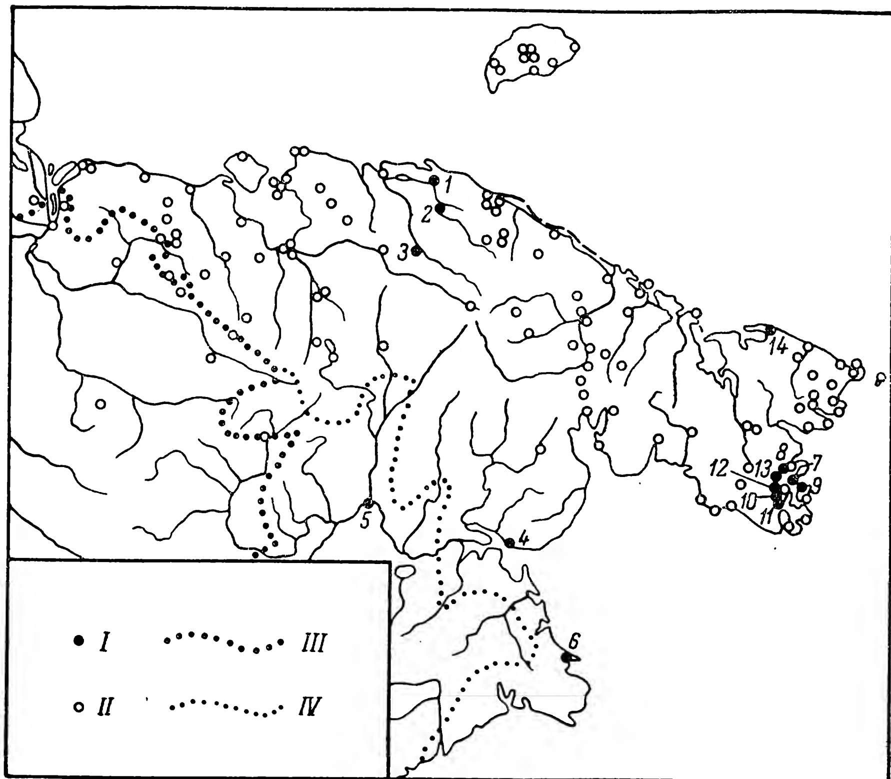
Приведены сведения о новых местонахождениях 72 видов, редких или ограниченно распространенных в Чукотской тундре; среди них *Dryas alaskensis* Pors.— новый для СССР, 8 — новые для собственно Чукотского п-ова, 13 — новые для Корякского нагорья. Уточнены пределы распространения ряда таксонов на территории Чукотки. Обсуждается ботанико-географическое значение новых находок.

В 1974—1976 гг. продолжались комплексные ботанико-географические, флористические и геоботанические исследования, проводимые Лабораторией растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в разных районах Чукотской тундры (Юрцев, 1974). Сведения об интересных флористических находках в западных районах Чукотки частично уже опубликованы (Петровский, Королева, 1975). Предметом данного сообщения являются флористические находки, сделанные в более восточных районах Чукотской тундры.

Ниже перечислены основные пункты исследований в 1974 и 1976 гг. При этом указаны фамилии коллекторов, сроки проведения работ; приведены предварительные данные по числу видов сосудистых растений в изученных конкретных флорах; выделены географические названия местонахождения видов (см. рисунок).

Пункты сборов в 1974 г.

Западная Чукотка: 1. **Р. Кусьвеем** в среднем течении (правый приток р. Пегтымель в нижнем течении), 27 VI—22 VII, Г. В. Гришанов, П. В. Петров, В. Ю. Разживин (270 видов); 2. Устье рек **Геунто-1 и 2** при впадении в р. Кувет (среднее течение, правобережье), июль, Петров, Разживин (250 видов); 3. **Оз. Рымыркен** на левобережье р. Кувет в среднем течении, 2—11 VII, С. А. Баландин, Н. В. Груздева, А. К. Сытин, Б. А. Юрцев (301 вид). Южная Чукотка: 4. Окр. **пос. Шахтерский** — Шахтерский-3 на северном берегу Анадырского лимана, 21 VII—31 VIII, Баландин, Груздева, Петров, Разживин, Сытин, Юрцев (около 360 видов; с учетом сборов Ю. П. Кожевникова в 1974 г. и других коллекторов — около 400 видов); 5. Окр. **пос. Усть-Белая**, Усть-Бельские горы на правом берегу р. Анадырь в среднем течении; устье р. Белой на левом берегу Анадыря, 4—8 VIII, Баландин, Юрцев, 4 VIII—2 IX, Петров, Разживин (около 260 видов); 6. Окр. **пос. Беринговский** на берегу бухты Угольной, северо-восточная оконечность Корякского нагорья, 24—30 VII, Баландин, Юрцев, 24 VII—6 VIII, Груздева, Сытин (352 вида).



Основные пункты флористических исследований (*1—14*) в 1974 и 1976 гг. на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (*I*); *II* — пункты, где были изучены конкретные флоры в 1964—1974 гг.; *III* — северо-восточная граница распространения лиственничных редколесий; *IV* — северная и восточная границы подзоны крупных стлаников (с участием кедрового стланика).

Пункты сборов в 1976 г.

Восточная Чукотка: 7. Окр. **пос. Янракыннот**, на северном побережье пролива Сенявина при устье р. Марич, 18 VII—4 IX, В. Н. Акиничев, О. М. Афонина, Баландин, А. А. Коробков, Т. Г. Полозова, Сытин, Юрцев (свыше 440 видов); 8. Среднее течение р. Гетлянен **(сред. Гетлянен)**, 30 VII—5 VIII, Акиничев, Афонина, Коробков (265 видов); 9. Северное побережье **о. Аракамчечен** на берегу прол. Сенявина близ мыса Кугуан, 10—22 VIII, Афонина, Баландин, Коробков, Юрцев (свыше 310 видов); 10. Северо-западное побережье **бухты Пенкигней**, близ ее вершины, 21 VIII, Акиничев, Юрцев; 11. Продолжение фьордовой долины бухты **Пенкигней**, нижнее течение р. Ичхыгын близ ее впадения в р. Кытлярен, 20—21 VIII, Акиничев, Юрцев; 12. Горная долина **р. Песцовой** в 5 км от ее впадения в бухту Пенкигней, 21 VIII, Акиничев, Юрцев; 13. Среднее течение **р. Марич** в 25 км от устья, 21 VIII, Акиничев, Юрцев; 14. Нижнее течение **р. Нэттэвеем** в 15 км к юго-западу от пос. Энурмино на северном побережье Чукотского п-ова, 11 VII—29 VIII, А. Е. Катенин, Л. А. Сергиенко (около 240 видов).

Кроме того, упоминаются отдельные флористические находки, сделанные другими коллекторами на Восточной Чукотке в 1974 и 1976 гг.

Ниже с краткими комментариями перечислены флористические находки в вышеуказанных пунктах.

Lycopodium clavatum L. ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Sel. Сред. Гетлянен: подножие высокой пойменной террасы, кустарничково-травянистая тундра, 2 VIII 1976. В Чукотской тундре очень редкое растение, известное из немногих пунктов в юго-восточной части полуострова. Данное местонахождение приурочено к одному из очагов массового рас-

пространения зарослей ольховника; в этом же районе встречены и остальные виды плаунов чукотской флоры: *L. pungens* La Pyl. (заросли ольховника, нивальные луговины; в сходных условиях тот же вид встречен на р. Ичхыгын и у вершины бухты Пенкигней), *L. alpinum* L., *L. selago* L. ssp. *arcticum* Tolm.

Cystopteris montana (Lam.) Desv. Янракыннот: в 8 км к северо-западу от устья р. Марич, узкая долина ручья, прорезающая известняковые холмы, уступы южного склона, в нескольких кустарниковых куртинах *Salix lanata*, вместе с *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, 19 VIII 1976. Четвертое местонахождение в Чукотской тундре (все — на востоке Чукотского п-ова).

Gymnocarpium continentale (Petr.) Pojark. Усть-Белая: в расселинах скал ультраосновных пород по обрывистому правому берегу р. Анадырь, 4 VIII 1974. В собственно Чукотскую тундру (вне ареалов кедрового стланика и лиственницы) вид не заходит.

Equisetum sylvaticum L. Беринговский: нивальная луговина на уступе шлейфа южного склона горы, 25 VII 1974. Промежуточное местонахождение между ранее известными крайними пунктами произрастания вида на северо-востоке Азии (юг Корякского побережья, низовье р. Гетлянен на востоке Чукотского п-ова). В окрестностях пос. Беринговский (северо-восточная оконечность Корякского нагорья) и на р. Гетлянен *E. sylvaticum* встречен в характерном ландшафте террасированных подножий южных склонов с чередованием зарослей ольховника (*A. kamtschatica* (Rgl.) Kom. в Корякии, *A. fruticosa* Rupr. на полуострове), ивняков, луговин и луговинных тундр.

Juniperus sibirica Burgsd. Беринговский: гипоарктокустарничковая сухая тундра по южному склону отдельной пирамидообразной сопки в 15 км от берега бухты Угольной, 1 VIII 1974. На этом же склоне найден целый ряд других континентальных видов (см. ниже).

Potamogeton filiformis Pers. Нэттэвеем: солоноватоводные озерки в дельте, 30 VII и 21 VIII 1976.

Puccinellia alascana Scribn. et Merr. Янракыннот: птичий базар на обрывистом берегу пролива, в нижней части южного склона, в расселинах скал, 28 VIII 1976. Прежние местонахождения — о. Колючин, о. Ратманова, устье р. Чегитунь (северное побережье полуострова), залив Лаврентия.

Poa eminens C. Presl. Беринговский: песчаная морская коса, 27 VII 1974. Обычен, местами образует заросли — монодоминантные или совместно с *Leymus mollis*.

Dupontia psilosantha Rupr. Беринговский: приморские низкотравные сообщества гигрогалофитов. Самое южное местонахождение вида на западном побережье Берингова моря.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski s. l. Берег бухты Пенкигней близ устья р. Уккенивеем, волоснецовый луг на песчано-галечниковом вале, 21 VIII 1976. Янракыннот: правобережье лимана в 2 км к западу от поселка, волоснецовый луг на зарастающих дюнах, единично, 24 VIII 1976; известняковый низкий холм среди песчаной террасы в 35 км к западу от поселка, у двух сусликовин, 1 IX 1976.

Образец с бухты Пенкигней имеет верхние листья, шероховатые с обеих сторон, как у *R. scandica* Nevski. Нижние же листья, особенно в верхней части, с обеих сторон кратчайше опушенные (уклоненные по этому признаку в сторону *R. kronokensis* (Kom.) Tzvel.). У растений из Янракыннота, собранных 1 IX, листья шероховатые от наличия полуоттопыренных, рассеянных по поверхности шипиков; у растения с зарастающих дюн (сборы 24 VIII) листья сверху коротковолосистые, снизу с оттопыренными, несколько удлиненными шипиками. Таксономическое значение этих морфологических уклонений отдельных популяций остается неясным.

R. jacutensis (Drob.) Nevski. Янракыннот: среднее течение р. Высквынвеем, галечниковые гривы между протоками, 29 VIII 1976; известняко-

вый холм среди песчаной террасы в 4 км к западу от поселка, сусликовина на западном склоне, 1 IX 1976; там же, но в 3 км от поселка, 1 IX 1976. Местные популяции этого вида имеют несколько обедненные колосья с непоникающей верхушкой; в сборах 1 IX колоски фиолетовоокрашенные. Листья шероховатые.

Roegneria sp. (колоски имеют облик, как и у *R. villosa* V. Vassil., но нижние цветковые чешуи не волосистые, а покрыты отстоящими шипиками вдоль жилок и по краю; ось колоска густо покрыта шипиками, несколько более длинными, чем у *R. borealis*; листья шероховатые; возможно, именно это растение описано с Аляски под названием *Agropyron alaskanum* Scribn. et Merr.). Янракыннот: 5 км к северо-востоку от поселка, берег пролива, над скалами, вблизи сусликовин в дриадовой тундре, 28 VIII 1976; левобережье лимана выше устья р. Высквынвеем, пологий восточный склон холма, у сусликовины, 29 VIII 1976.

R. villosa V. Vassil. Янракыннот: обычна. Наиболее широко распространенный представитель рода *Roegneria* во флоре востока Чукотского п-ова; в районах с обширными выходами карбонатных пород, как правило, встречается часто (сусликовины, вершины и карнизы скал, сухие луговины высокой поймы и т. д.). Обнаруживает значительный полиморфизм. У части локальных популяций из окрестностей пос. Янракыннот (20 VII, 1, 3, 7, 16, 20 и 29 VIII 1976) листья (все или только верхние стеблевые) на всем протяжении или только в нижней половине с верхней стороны пластинки несут рассеянные длинные волоски; с нижней стороны они более или менее гладкие или реже более или менее густо покрыты отстоящими шипиками. У близкого вида — *R. hyperarctica* (Polun.) Tzvel. — листья с двух сторон густо- и коротковолосистые; подобные образцы в сборах 1976 г. отсутствуют. Таксономический статус данной формы требует дальнейшего изучения.

R. villosa встречается и на северо-западе Северной Америки (Аляска, Юкон), но не отличается авторами американской флоры от близкого таксона *R. hyperarctica*.

Scirpus maximowiczii C. B. Clarke. Рымыркен: горная долина р. Сборной, массово вдоль водотока на сыром шлейфе северного склона, а также в сырой кустарничково-осоковой тундре у подножия конуса выноса ручья, 9 VII 1974. Крайнее западное местонахождение притихоокеанского гольцового растения Северной Азии на Чукотке (ближайшее местонахождение — верховье р. Паляваам близ устья р. Орлиной).

Carex maritima Gunn. Янракыннот: злаково-ивнячковая тундра на правом берегу лимана, очень редко, 31 VIII 1976.

C. lapponica O. F. Lang. Сред. Гетлянен: берег пойменного болота, 1 VIII 1976. Новость для флоры Чукотской тундры! Ближайшие местонахождения в Азии — низовья Анадыря, восточные отроги хребта Пекульней и район пос. Усть-Белая, в Сев. Америке — дельта и среднее течение р. Юкон. Западноамериканско-евразиатский гипоаркто-монтанный вид с прерывистым распространением; в нашем районе относится к теплолюбивым растениям — реликтам одной из теплых фаз голоцена.

C. obtusata Liljebl. Шахтерский: у скал на южном склоне останцового холма, 22 VII 1974; подножие южного склона отдельной сопки, тундростепной участок, 29 VIII 1974.

C. supina Wahl. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. Рымыркен: степные и тундростепные группировки южных склонов. Шахтерский: подножие южного склона отдельной сопки, тундростепной участок, 29 VIII 1974.

C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev. Шахтерский: повсеместно. Аракамчечен: сырая осоковая тундра на высокой нагорной террасе, 13 VIII 1976.

C. micropoda C. A. Mey. Беринговский: разнотравно-кустарничково-хвощевая луговина, 30 VII 1974. Как и на востоке Чукотского п-ова, вид характерен для нивальных подножий террасированных южных склонов гор, сложенных некарбонатными породами.

C. lyngbyei Hornem. (*C. cryptocarpa* C. A. Mey.). Беринговский: сырой водоток близ снежника в долине горного ручья, 28 VII 1974; берег старицы, чистые заросли, 29 VII 1974.

C. membranacea Hook. Рымыркен, Шахтерский, Беринговский — повсеместно. Встречается и в более южных частях Корякского нагорья (Полежаев и др., 1976).

Luzula parviflora (Ehrh.) Desv. (*L. melanocarpa* auct.). Сред. Гетлянен: пойменные ольховниково-ивняковые заросли, 31 VII 1976. Второе местонахождение на полуострове (первое — в нижнем течении р. Гетлянен).

Allium strictum Schrad. Рымыркен: вершина останцовой сопки по правому берегу р. Весенней, 3 VII 1974. Крайнее восточное местонахождение.

Salix chamissonis Anderss. Кусьвеем: галечниковая пойма ручья, 30 VI 1974; кустарничково-моховая нивальная тундра по берегу ручья, 3 VII 1974. Крайнее западное местонахождение в Чукотской тундре.

Alnus fruticosa Rupr. Исследования 1976 г. (включая двухдневный вездеходный маршрут от пос. Янракыннот в фьордовую долину бухты Пенкигней и в горные долины р. Песцовой и р. Марич — от ее верховий до устья) позволили уточнить распространение *A. fruticosa* на изолированном участке ее ареала — в юго-восточной части Чукотского п-ова. В привершинной и устьевой частях фьордовой долины в нижней трети южных и юго-восточных склонов ольховник образует огромные массивы кустарниковых зарослей вместе с *Salix lanata*, *S. alaxensis* и *S. pulchra*; ширина полосы снизу вверх по склону невысоких гор местами составляет 150—200 м; высокие заросли кустарников перемежаются полянами с луговинной травянисто-кустарничковой тундрой и нивальными луговинами. На противоположных склонах фьордовой долины, экспонированных на север, ольховник встречается изолированными, некрупными пятнами на фоне луговинной дриадовой тундры. Сходная ситуация наблюдается на южных склонах гор (северное побережье) в средней части фьорда — в районе устья р. Песцовой, где темные пятна ольховника лепятся по подножиям крутых склонов высоких гор, сложенных здесь эффузивами; к юго-западу от устья р. Песцовой довольно крупные заросли имеются на северо-восточных склонах невысоких сопок. В восточной части северного побережья бухты (устье р. Уккенивеем и др.) ольховник встречается лишь в защищенных глубоких долинах ручьев (на склонах). В горной долине р. Песцовой, перерезающей высокие и крутые эффузивные горы, некрупные пятна зарослей ольховника, приуроченные к нижней части каменистых склонов, более обычны в приустьевой части долины, выше же по течению они попадаются отдельными, редкими группами в местах соединения долины с боковыми ущельями. В долине р. Марич группы кустов ольховника были встречены в верховьях реки и затем на ограниченном участке в ее среднем течении (каменистые склоны и сухой обдуваемый конус выноса левого притока), в 25 км от устья реки. Наконец, самый мощный массив зарослей ольховника обнаружен в среднем течении р. Гетлянен (он отделен от аналогичного массива в нижнем течении реки небольшим перерывом). Здесь заросли ольховника образуют широкий пояс по южным (левобережным) склонам горной долины, а также вместе с кустарниковыми ивами широко распространены и в пойме реки; на северных склонах протяженность ольховых зарослей значительно меньше. В верхнем течении р. Гетлянен ольховник отсутствует.

Polygonum alaskanum (Small) Wight ssp. *alaskanum*. Сред. Гетлянен: на карнизах останцовых скал, 3 VIII 1976. Аракамчечен: мыс Кугуан, зоогенные луговины на карнизах останцовых скал в верхней части северного склона горы, 17 VIII 1976. Единственное прежнее местонахождение на Чукотке — низовья р. Гетлянен (останцовые скалы в средней части северного склона горы). Все три изолированные чукотские популяции приурочены к темноцветным скальным выходам некарбонатной горной породы; растения развиты очень пышно, хорошо плодоносят. Строгая привязанность чукотских местонахождений этого пойменно-лесного расте-

ния Аляски к нитрофильным луговинам тенистых останцовых скал требует специального объяснения.

Claytoniella vassilievii (Kuzen.) Jurtz. Шахтерский: южный отрог Золотого хребта, седловины и депрессии нагорных террас, сырые ивнячково-разнотравно-осочковые и разнотравно-осоково-моховые эутрофные тундры — среди мхов и на суглинистых голых пятнах, 14 и 28 VIII 1974. Беринговский: сырые эутрофные (как правило, пятнистые) разнотравно-кустарничково-осоково-моховые тундры высокой песчаной морской террасы (ложбины стока), а также сырых горных седловин и нагорных террас; характерна для щебневато-суглинистых голых пятен, солифлюкционных полос, 26, 28, 29, 31 VII 1974. Янракыннот: ложбина северного склона горы Хутенречхен, сырые солифлюкционные полосы, на щебневато-суглинистом делювии некарбонатного песчаника, 17 VIII 1976. Этот же вид собран А. Н. Полежаевым в 1974 г. в 150 км к юго-западу от пос. Беринговский на северном берегу оз. Пекульнейского (Корякское побережье; Полежаев и др., 1976); в более южных районах Корякского нагорья пока не обнаружен.

Исследования 1974 г. показали, что основная область распространения *C. vassilievii* находится на Южной Чукотке (северо-восточная часть Корякского нагорья; гористые районы низовий Анадыря — вид описан из северной оконечности хр. Рарыткин); на Чукотском п-ове он крайне редок (две конкретные флоры из свыше 50 изученных, в каждой — по одной локальной популяции); предыдущее местонахождение — также на востоке полуострова на оз. Коолень. По фиксации А. К. Сытина в районе пос. Беринговский П. Г. Жуковой определено у растений число хромосом $2n \simeq 40$; более высокое число $2n=60$ (Юрцев, Жукова, 1972), возможно, свойственно только морфологически своеобразной популяции о. Врангеля. Повсеместно *C. vassilievii* произрастает в сырых эутрофных некарбонатных тундрах; его частым спутником является *Cardamine victoris* N. Busch, который, однако, типичен и для карбонатных субстратов и является более обычным растением на Восточной и Южной Чукотке.

Claytonia arctica Adams. Беринговский: щебнистая горная тундра над обрывом к морю, 28 VII 1974. Первая (и пока единственная) находка вида в Корякском нагорье.

C. arctica отсутствует в Сев. Америке; растение Аляски и Юкона, приводимое под этим названием А. Порсилдом (Porsild, 1974 p. 20—21, pl. 2), принадлежит самостоятельному, еще не описанному виду.

Cerastium maximum L. Рымыркен: останцовые скалы на горе, 4 VII 1974, А. Молодов. Энурмино: луговина на склоне песчаного берегового вала, вблизи зверофермы, 14 VII 1976. В своем распространении на Чукотке этот вид тяготеет к северному побережью; тем неожиданнее находка на оз. Рымыркен, в центре Чукотского нагорья. Энурминское местонахождение на севере Чукотского п-ова — самое восточное в Азии.

Arenaria longipedunculata Hult. Янракыннот: сырые карбонатные шлейфы, нередко — на хорошо дренированных участках с нарушенной торфянистой дрениной, 19 VII, 1 и 19 VIII 1976. В Азии — только на востоке Чукотского п-ова.

Silene repens Patr. Шахтерский: сухой мелкоземистый склон сопки, 11 VIII 1974.

Dianthus repens Willd. Шахтерский: сухой склон сопки у останца, 8 VIII 1974. Беринговский: щебнистая осыпь на южном склоне отдельной пирамидной сопки, 1 VIII 1974. Как и предыдущий вид, *D. repens* — континентальный элемент флоры побережий Южной Чукотки.

Lychnis sibirica L. ssp. *samojedorum* Sambuk. Усть-Белая: обычно на щебнистых гольцах и скалах, 5 и 6 VIII 1974. Шахтерский: останцовые скалы на отрогах Золотого хребта, 8 VIII 1974; сухой щебнистый южный склон, 11 VIII 1974. Редкое на Чукотке ксерофильное растение; для низовий Анадыря ранее не приводилось.

Delphinium chamissonis Walp. ex Spreng. Кусьвеем: сусликовина на щебнистом южном склоне, 1 VII 1974; разнотравно-кустарничковая луговина на южном склоне вдоль водотока, 14 VII 1974. В распространении этого вида на Чукотке имеется большой разрыв — между западной частью Чукотского нагорья и восточной частью Чукотского п-ова. Приведенное местонахождение уточняет восточную границу западного фрагмента ареала.

Aconitum delphinifolium DC. ssp. *delphinifolium*. Янракыннот: зоогенные луговины у скальных выходов карбонатных пород, на склонах холмов, в долине ручья, редко, 7, 20 и 29 VIII 1976. Аракамчечен: луговина на крутом склоне террасы ручья, 16 VIII 1976. Многие наши образцы, как и образцы с побережья залива Коцебу на западе Аляски, значительно уклоняются более крупными размерами цветков и листьев, числом цветков, крепкими цветоносами к ssp. *chamissonianum* (Rchb.) Hult., приводимому Хультеном (Hultén, 1968, p. 460) только для Алеутских островов, островов Прибылова и юго-восточной Аляски. Подвидовой статус второго таксона сомнителен. В Азии изолированные популяции ssp. *delphinifolium* отмечены только на востоке Чукотского п-ова и вкраплены в ареал ssp. *paradoxum* (Rchb.) Hult.

Ranunculus monophyllus Ovcz. Янракыннот: южные склоны известняковых холмов на правом и левом берегах р. Марич в 6 и 8 км от устья, пышные разнотравные луговины на прогалинах среди зарослей *Salix lanata*, 31 VII и 7 VIII 1976. Ранее был известен с бухты Пенкигней и р. Утавеем (Юрцев и др., 1972); другие ближайшие местонахождения — в низовьях Анадыря.

Ranunculus grayi Britt. Беринговский: южный склон отдельной пирамидной сопки, на осыпи, 1 VIII 1974. Пос. Провидения: гористый водораздел между бухтами Эммы и Всадник, склон к бухте Всадник, скопление мелкозема в западинке среди осыпи (сбор Т. Г. Полозовой 10 VII 1976). Первая находка вида в Корякском нагорье и вторая находка на востоке Чукотского п-ова.

Anemone multiceps (Greene) Standl. Нэттэвеем: склон и вершина останца высокой песчано-галечниковой террасы, 14 VII 1976; кустарничковая тундра в высокой галечниковой пойме, 12 и 14 VII 1976. Самый западный пункт на Чукотском п-ове.

Cardamine microphylla Adams. Усть-Белая, Шахтерский, Беринговский, Янракыннот. Этот вид, спорадически распространенный на Чукотском п-ове, по-видимому, очень обычен на Южной Чукотке, являясь в трех первых перечисленных пунктах единственным представителем группы видов секции *Cardaminella* с непарноперистыми листьями; на Чукотском п-ове более обычны и повсеместны *C. digitata* Richards. и *C. hyperborea* O. E. Schulz.

Ermania parryoides Cham. ex Botsch. Беринговский: щебнистые склоны, июль 1974 г. Собран недавно и в центральной части Корякского нагорья близ горы Ледяной (Харкевич, Буч, 1976). Ранее для собственно Корякского нагорья не приводился.

Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. Р. Кусьвеем: крутой южный склон сопки, щебнистая осыпь, редко, 29 VI 1974. Усть-Белая: обычна в гольцах на щебнистых тундрах.

Draba nemorosa L. Рымыркен: горная долина р. Сборной, сухой край террасы, разнотравная остепненная луговина, 9 VII 1974. Янракыннот: вершина останцовой известняковой скалы в 7—8 км к северо-западу от поселка, сухая зоогенная луговина, 3 VIII 1976. В последнем пункте вид был собран и в 1972 г. — на скальной сухой луговине в 4 км от поселка; в самом поселке и его ближних окрестностях не найден. Это, как и обнаружение *D. nemorosa* в центре Чукотского нагорья (Рымыркен), подтверждает реликтовый характер его распространения в Чукотской тундре.

D. stenopetala Trautv. Беринговский: сухие щебнистые тундры горных плато и высоких террас (июль 1974, форма с опушенными стручочками).

В том же году собрана А. Н. Полежаевым (Полежаев и др., 1976) на приморских галечниках близ пос. Мейнопильгино. Ранее на Корякском нагорье и побережье не был известен.

Ribes triste Pall. Сред. Гетлянен: обычен в зарослях ольховника на склонах и в пойме, отмечен в среднем течении реки на протяжении 15 км, 1 VIII 1976. Песцовая: в 5 км от устья, в кустах ольховника на подножие щебнистого южного склона, 21 VIII 1976. Среднее течение р. Марич: обдуваемый галечниковый конус выноса левого притока реки, в кустах ольховника, 21 VIII 1976. Распространение этого вида на востоке Чукотского п-ова в общем сходно с таковым *Alnus fruticosa*, но более спорадично. Обычно растет здесь под пологом кустов ольховника, реже в зарослях ив (в континентальных районах Чукотки тот же вид встречается и на каменистых, хорошо нагреваемых южных склонах вне полога крупных кустарников).

Saxifraga bracteata D. Don. Янракыннот: птичий базар на левобережье лимана р. Марич, скалистый берег пролива, в трещинах и на карнизах скал вблизи прибойной полосы, 28 VIII 1976. Аракамчечен: карнизы скал под птичьим базаром у мыса Кугуан, обильно, 17 VIII 1976.

Rubus stellatus Sm. Янракыннот: вейниковый луг и нивальные луговины по берегу ручья, 6 и 28 VIII 1976. Аракамчечен: сырая луговина по берегу ручья, 11 VIII 1976. В этих же пунктах встречается *R. arcticus* L.×*R. stellatus* Sm., однако совместного произрастания этого таксона (по-видимому, замещающего на Чукотском п-ове типическую форму *R. arcticus* L.) и *R. stellatus* мы не наблюдали. *R. stellatus* ранее был известен на полуострове к югу от пос. Уэлен и вблизи Сенявинских горячих ключей.

Potentilla arenosa (Turcz.) Yuz. Янракыннот: луговины у двух сусликовин на вершине известнякового холма среди песчаной террасы на правобережье лимана р. Марич (вместе с *Roegneria borealis*), 1 IX 1976. На востоке Чукотского п-ова и в окрестностях Янракыннота — редкое растение. Любопытно, что нитрофильные зоогенные луговины (вблизи сусликовин) явились единственными очагами сохранения этого континентального вида на юго-востоке полуострова в приморской полосе в период затопления Берингийского моста суши (возможно, на протяжении последних 10—12 тыс. лет). Аналогичная ситуация наблюдается и у ряда других континентальных видов (например, *Androsace septentrionalis*, *Draba nemorosa*, *Arabidopsis tschuktschorum* (Jurtz.) Jurtz., *A. bursifolia* var. *beringensis* Jurtz. и др.).

Dryas grandis Juz. Рымыркен: пойменные галечники р. Пегтымель в среднем течении.

Dryas alaskensis Porsild (*Dryas octopetala* L. ssp. *alaskensis* (Pors.) Hult.). Янракыннот: бассейн верхнего течения р. Хутенречхенвеем и ее левого притока — межгорная котловина и склоны гор, сложенных некарбонатными песчаниками; растет на галечниках высокой поймы, на сухих моренных холмах (фоновое), в кустарничковых тундрах понижений склонов нивальных террас; переходит на соседние участки левобережья р. Марич, встречаясь здесь изредка на выходах некарбонатных сланцев и некарбонатной морене. Аракамчечен: массовое растение кустарничковых и луговинных тундр, понижений и склонов нивальных террас, сложенных гранитоидами.

Новость для флоры СССР! Растение общего облика *D. punctata* Juz., от которого отличается отсутствием ветвистых волосков на черешках и жилках с нижней стороны листа и преобладанием в их опушении длинных темноокрашенных стебельчатых железок. Ранее считалось эндемиком внутренних районов Аляски и Юкона (Porsild, 1947; Hultén, 1959, 1968), где характерно для приречных галечников и снежников. Как и на Аляске, в нашем районе встречаются образцы, у которых на части листьев имеются единичные ветвистые волоски. В верхнем течении р. Марич, на р. Песцовой и бухте Пенкигней, а также во многих более западных частях Чукотского п-ова распространена форма *Dryas punctata* с регулярным присут-

ствием в опушении жилок и черешка листа длинных темноокрашенных стебельчатых железок (помимо простых ветвистых волосков и более коротких, в том числе сидячих, желтоватых железок). Вероятно, *D. alaskensis* правильнее рассматривать в качестве подвида *D. punctata* Juz. Отметим, что во многих районах восточной окраины Чукотского п-ова *D. punctata* s. l. полностью отсутствует.

D. integrifolia Vahl. Шахтерский: кальцефитные тундры. Беринговский: сырые эутрофные горные тундры. Новость для флоры Корякского нагорья.

Astragalus schelichovii Turcz. Песцовая: конус выноса бокового притока, на крупном галечнике с песком, часто, 21 VIII 1976 (пл.). Новость для флоры Чукотского п-ова. Ранее этот вид был известен из немногих точек в континентальном секторе Чукотской тундры.

Oxytropis deflexa (Pall.) DC. var. *dezhnevii* Jurtz. Янракыннот: песчаная терраса на правобережье лимана р. Марич; редко, как правило, вблизи локальных выходов известняка (сборы 24 VIII и 1 IX 1976). Прежние местонахождения этого таксона: бухта Пенкигней близ устья р. Уккенивеем и р. Утавеем.

O. semiglobosa Jurtz. Рымыркен: дриадовая ксеротермная тундра на щебнистом южном склоне горной долины р. Сборной, 9 VII 1974. Вид найден в том же году и на Западной Чукотке (Петровский, Королева, 1975).

Geranium erianthum DC. Беринговский: фоновое растение нивальных луговин. В тундрах низовий Анадыря, по-видимому, отсутствует.

Podistera macounii (Coult. et Rose) Math. et Const. о. Аракамчечен: каменистая кустарничковая тундра на низкой береговой сопке к западу от мыса Кугуан, на смешанном гранитно-карбонатном элюводелювии, 11 и 12 VIII 1976.

Pyrola minor L. Сред. Гетлянен: пойменные ольховниково-ивняковые заросли, 31 VII и 1 VIII 1976. Нэттэвеем: разнотравный ивняк на юго-западном склоне горы, 9 VIII 1976.

Vaccinium uliginosum L. ssp. *uliginosum*. Янракыннот: сырой шлейф южного склона гранитной гряды, в зарослях *Salix pulchra*, 28 VIII 1976. Песцовая: в кустах ольховника на подножии юго-западного склона долины, вместе с *Ribes triste*, 21 VIII 1976.

Oxycoccus microcarpus Turcz. Шахтерский: кустарничково-осоково-сфагновая болотистая тундра в 3 км от подножия отрога Золотого хребта, июль 1974. Сред. Гетлянен: берег озера на высокой надпойменной террасе, на сфагновом ковре, 2 VIII 1976. Аракамчечен: сырая кустарничково-осоково-моховая тундра на шлейфе приморского склона сопки в 4 км к западу от мыса Кугуан, 15 VIII 1976. Нэттэвеем: заболоченный берег старичного озерка, среди сфагнов, 25 VII 1976. Исследования 1976 г. показали, что на востоке Чукотского п-ова этот вид, по-видимому, даже несколько более обычен, чем в континентальном секторе Чукотской тундры (прежнее местонахождение на полуострове — район Чаплинских горячих ключей).

Trientalis europaea L. s. l. Сред. Гетлянен: пойменные заросли *Salix pulchra* на участках со слабым подогревом грунта термальными источниками, 1 VIII 1976.

Callitriche hermaphroditica L. Беринговский: озерко в долине реки, 1975, А. А. Кищинский. Нэттэвеем: дельта, на дне слабо засоленного озерка с *Hippuris*, 30 VII 1976. На Чукотке ранее был известен лишь в среднем течении р. Курупки в южной части Чукотского п-ова.

Pinguicula villosa L. Сред. Гетлянен: высокая надпойменная терраса, сфагновый ковер по берегу озера, вместе с клюквой, 2 VIII 1976. Первая находка на Чукотском п-ове. Ближайшие местонахождения — на западе п-ова Сьюард, в Азии — к югу от г. Анадыря (гора Дионисий) (Кожевников, 1976) и в левобережной части бассейна р. Амгуэмы.

Polemonium boreale Adams. Энурмино: луговины на склоне песчаного берегового вала, вблизи зверофермы, вместе с *Cerastium maximum*,

24 VII 1976. На Чукотском п-ове известен из очень немногих пунктов.

Phlox sibirica L. П-ов Инорениуса на южном побережье залива Лаврентия, на известняковом скалистом юго-западном склоне, август 1974, Т. Г. Полозова. Аракамчечен: осочково-дриадовая сухая тундра на вершине невысокого известнякового холма близ мыса Кугуан, единично, 13 VIII 1976.

Mertensia kamczatica (Turcz.) DC. Беринговский: массовое растение сухих нивальных луговин, 25 VII и 2 VIII 1974.

Pedicularis villosa Ledeb. Беринговский: старый приморский песчано-галечниковый вал. Новость для флоры Корякского нагорья и побережья.

Campanula tschuktschorum Jurtz. et Fed. Геунто: 20 км к западу, гора с гранитными останцами, замшелые валуны с разнотравьем по дну оврага, 19 VII 1974. Янракыннот: изредка (сборы 28 VII, 5 и 7 VIII 1976). Аракамчечен: близ мыса Кугуан на щебнистом склоне и в кустарничковой тундре у сусликовины, единично, 13 VIII 1976. Характерен для кислых горных пород. Находка на Центральной Чукотке (Геунто) сильно расширяет наши представления об ареале вида: все остальные местонахождения сосредоточены в восточной и центральной частях Чукотского п-ова. Обнаружены новые местонахождения на Центральной и Южной Чукотке (Рымыркен, Кусьвеем, Шахтерский — щебнистые тундры с достаточным снеговым укрытием) близкого вида *C. uniflora* L.

Artemisia laciniata Willd. s. l. Шахтерский: остепненная дриадовая тундра на делювии базальта по сухому гребню отдельного останцового холма, 29 VIII (вегет.). Сходные образцы были собраны нами ранее (в июле 1973 г.) на Западной Чукотке в среднем течении р. Паляваам (в 6 км выше пос. Паляваам, останцовые холмы на правом берегу со степной растительностью). По-видимому, то же растение обычно на сухих остепненных склонах по р. Майну (правому притоку Анадыря; Кожевников, 1977).

Senecio jacuticus Schischk. Беринговский: щебнистые осыпи на южных склонах отдельной пирамидной сопки в 15 км от берега бухты, 1 VIII 1974. Неожиданная находка континентального аркто-альпийского восточносибирского вида в северо-восточной части Корякского нагорья (крайне восточные местонахождения на Чукотке — близ пос. Паляваам у восточной границы Западночукотского флористического округа). В 1975 г. тот же вид был собран в более южном пункте нагорья, в верховьях р. Кокуй (Полежаев и др., 1976). Проникновение его в Корякию, возможно, происходило через Колымское нагорье.

S. subfrigidus Kom. Сред. Гетлянен: в ерниковой и кустарничково-моховой тундре на высокой надпойменной террасе и в зарослях ольховника на подножье склона долины реки, 1 и 3 VIII 1976. Аракамчечен: сырая кустарничковая тундра на шлейфах склонов, 12, 14 и 15 VIII 1976.

Arnica angustifolia M. Vahl s. l. Янракыннот: левобережье р. Марич в 8 км от устья, южный склон известняковой горы, луговина у норы суслика, 7 VIII 1976. Нэттэвеем: остров в пойме, 4 VIII 1976.

Taraxacum soczavae Tzvel. Кусьвеем: щебнистая осыпь по юго-восточному склону, 2 VII 1974. Усть-Белая: скалистый правый берег Анадыря ниже поселка, осыпь, 4 VIII 1974. Нэттэвеем: песчаный вал в дельте, 30 VII 1976. Находка у пос. Усть-Белая — первая в бассейне Анадыря, на р. Нэттэвеем — первая в восточной части Чукотского п-ова.

Значительная часть перечисленных сборов дополняет прежние находки тех же видов, распространение которых на Чукотке уже комментировалось в наших более ранних сообщениях (Юрцев и др., 1972; Юрцев, Галанин и др., 1973, 1975; Юрцев, Сытин и др., 1973; Юрцев, Жукова и др., 1975; Юрцев, Петровский и др., 1975). Поэтому ниже мы делаем выводы о ботанико-географическом значении только части новых находок.

1. Исследования в западной части Центральной Чукотки (Кусьвеем, Геунто, Рымыркен) выявили некоторые особенности флоры западной

части Центральночукотского округа: здесь исчезают многие растения Западной Чукотки (например, *Senecio jacuticus*, *Phlojodicarpus villosus* Turcz., *Salix myrtilloides* L., *Poa sibirica* Roshev., *Carex duriuscula* C. A. Mey. и др.), но еще не появляются такие берингийцы, как *Salix rotundifolia* Trautv., *Senecio kjellmanii* Pors., *Artemisia globularia* Less и др.; некоторые западные элементы флоры Чукотки имеют в названных пунктах свои крайние восточные местонахождения (*Allium strictum*, *Alyssum obovatum*).

2. Впервые изученные две конкретные флоры на территории Южной Чукотки (Шахтерский, Беринговский) показали высокий уровень флористического богатства (свыше 350—400 видов на площади, превышающей 100 км² и включающей разные типы ландшафта) и повышенную флористическую гетерогенность (наложение краевых зон ареалов западных и восточных элементов флоры, сосуществование арктических видов с отсутствующими севернее бореальными, а также более южными гольцовыми и подгольцовыми). Это позволило с учетом прежних сборов из низовий Анадыря поставить вопрос о правомерности трактовки Южной Чукотки в качестве третьей, Южночукотской подпровинции Чукотской провинции (Юрцев, 1977). В этой связи отметим серию находок на северном побережье Анадырского лимана лугостепных и других ксерофильных видов, местами входящих в состав тундростепных сообществ и остепненных сухих луговин южных склонов базальтовых останцовых холмов (*Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Artemisia laciniata*, *Silene repens*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Potentilla anadyrensis* Juz. и многие другие). В этом же районе, в особенности на южных отрогах Золотого хребта, широко распространены сухие олиготрофные кустарничковые и сырые эутрофные кустарничково-осоково-моховые, а также луговинные кустарничковые тундры океанического склада.

3. Исследования в районе северо-восточной оконечности Корякского нагорья и Корякского побережья (Беринговский), а также наблюдения и сборы А. Н. Полежаева (Полежаев и др., 1976) в южнее расположенных пунктах северной части нагорья показали, что эти районы правильнее относить к Арктической флористической области в качестве Северо-Восточно-Корякского округа Южночукотской подпровинции. Здесь полностью отсутствуют *Pinus pumila* (Pall.) Rgl., *Betula middendorffii* Trautv. et Mey., рощи чозении и тополя; флористический состав горных тундр (в том числе и на низких местоположениях) имеет чукотский характер. Показательно присутствие здесь эндемичного для Арктики рода *Dupontia*, присутствие общих с Чукоткой видов *Draba stenopetala*, *Pedicularis villosa*, *Dryas integrifolia*, *Claytoniella vassilievii*, *Carex membranacea* и многих других. Для нижних частей склонов гор очень характерны нивальные террасы с сочетанием ольховников, ивняков, нивальных лугов, луговин и тундр океанического склада, в которых немалую роль играют общие с Камчаткой и другие океанические виды (*Alnus kamtschatica*, *Aruncus kamtschaticus*, *Mertensia kamczatica*, *Geranium erianthum*, *Carex micropoda*, *Saxifraga merckii* и др.). Континентальные элементы флоры концентрируются на сухих щебнистых склонах, сухих приморских галечниках и т. д.; целая колония их обнаружена на южном склоне отдельной пирамидообразной сопки в 15 км от побережья. Растительные комплексы нивальных террас напоминают таковые востока Чукотского п-ова, но в составе их чувствуется камчатская специфика (*Alnus kamtschatica*, *Geranium erianthum*, *Saxifraga merckii* и т. д.).

4. На востоке Чукотского п-ова обнаружен ряд видов, ранее известных только в континентальном секторе Чукотской тундры (*Astragalus schelichovii*, *Pinguicula villosa*, *Taraxacum soczavae*); выявлены новые местонахождения ранее найденных видов со сходным распространением, редких на полуострове.

5. По-видимому, впервые в Арктике выявлена конкретная флора, насчитывающая по предварительным и еще не полным данным свыше 440 видов сосудистых растений (окрестности пос. Янракыннот, основной

вариант подзоны северных гипоарктических тундр; площадь 100 км²). Это существенно расширяет наши представления о максимальном уровне богатства арктических флор.

ЛИТЕРАТУРА

Кожевников Ю. П. (1976). Флористические находки на Чукотке. Нов. сист. высших раст., 13.— Кожевников Ю. П. (1977). Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой (Чукотский национальный округ). Бот. ж., 62, 4.— Петровский В. В., Т. М. Королева. (1975). Флористические находки на Западной Чукотке. Бот. ж., 60, 11.— Полежаев А. Н., А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко. (1976). К флоре Беринговского района Магаданской области. Бот. ж., 61, 8.— Харкевич С. С., Т. Г. Буч. (1976). Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8.— Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.— Юрцев Б. А. (1977). Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Бот. ж., 62, 6.— Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. (1973). Флористические находки в Чукотской тундре. 1. Нов. сист. высш. раст., 10.— Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, А. А. Коробков, Т. М. Королева, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. (1975). Флористические находки в Чукотской тундре, 2. Нов. сист. высш. раст., 12.— Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1.— Юрцев Б. А., П. Г. Жукова, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин Н. А. Секретарева. (1975). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III. Бот. ж., 60, 2.— Юрцев Б. А., Ю. П. Кожевников, А. А. Нечаев. (1972). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 57. 7.— Юрцев Б. А., В. В. Петровский, А. В. Галанин, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, В. Ю. Разживин. (1975). Новые флористические находки в Чукотской тундре (1973 г.). Бот. ж., 60, 6.— Юрцев Б. А., А. К. Сытин, Н. А. Секретарева. (1973). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II. Бот. ж., 58, 12.— Hultén E. (1959). Studies in the genus *Dryas*. Svensk Bot. Tidskr., 52 4.— Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories.— Porsild, A. E. (1947). The genus *Dryas* in North America. Canad. Field-Naturalist, 61, 6.— Porsild A. E. (1974). Materials for a Flora of Central Yukon Territory. Nat. Mus. Canada Publ. Bot., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 VII 1977.

SUMMARY

The data are presented on the new localities of 72 species that are rare or limitedly spread in the Chukotka tundra. Distribution limits of a number of taxa within Chukotka are defined more accurately. The botanic-geographic importance of the new finds is discussed.

УДК 581.9 (571.651.8)

В. В. Петровский

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ФЛОРЫ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ (В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ БЕРИНГИЙСКОЙ СУШИ)

V. V. PETROVSKY. GEOGRAPHICAL RELATIONS OF WRANGEL ISLAND FLORA (IN CONNECTION WITH THE PROBLEM OF BERING LAND)

Флора сосудистых растений о. Врангеля содержит 325 видов и подвидов. Около 40% флоры составляют циркумполярные виды, почти 45% — нециркумполярные виды, встречающиеся в Азии и Америке (американо-евразиатские) и более 10% — сибирские, большей частью восточносибирские виды, не проникшие в Америку. Около 2% состава флоры приходится на долю американских и почти 3% — на долю эндемичных видов. Географический и эколого-флористический анализ выявил определяющую роль сибирских континентальных видов в формировании современной флоры острова и в то же время показал множественность путей проникновения видов в область осушавшегося шельфа, примыкающую к острову, а также разновременность миграций многих таксонов.

Во флоре о. Врангеля отмечено 322 вида сосудистых растений (ср.: Петровский, 1973).[1] Из них 130 имеют циркумполярное (или почти циркумполярное) распространение. Характер и время миграций большинства циркумполярных видов остаются невыясненными. Естественно, что формирование современного ареала любого циркумполярного таксона весьма трудно связывать с определенными историческими эпохами. Напротив, анализ флоры по ареалам нециркумполярных видов, как правило, дает более конкретный материал для биогеографических толкований. Прежде всего такой анализ позволяет хотя бы приблизительно установить район или область, из которых шло расселение того или иного таксона. Иногда подобный анализ помогает выдвинуть гипотезу о времени и направлении миграций растений. И, наконец, опираясь на знание экологии данных видов, можно попытаться восстановить приблизительную картину климатических изменений в разные периоды истории Берингийской суши.

Среди нециркумполярных растений острова 145 видов встречаются и на американском, и на европейском континентах. Эта так называемая **американо-евразиатская** группа видов может быть расчленена на ряд естественных географических подгрупп, свидетельствующих о многосторонних и продолжительных во времени флористических связях острова с материками Евразии и Северной Америки.[2]

1. Аляскинско-евразиатская подгруппа включает 17 видов: *Carex obtusata*, *Lloydia serotina*, *Rumex arcticus*, *Cerastium jenisejense*, *Silene repens*, *Ranunculus hyperboreus* ssp. *arnellii*, *Parrya nudicaulis*, *Dryas octopetala*, *D. punctata*, *Astragalus umbellatus*, *Hedysarum arcticum*, *Polemonium acutiflorum*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis verticillata*, *Valeriana capitata*, *Aster alpinus*, *Nardosmia frigida*.

[1] С учетом некоторых подвидов, рассматриваемых при анализе в качестве отдельных таксонов, это число достигает 325.

[2] Принятые для подгрупп наименования в известной мере условны. Например, эпитет «аляскинская» употребляется вместо более громоздкого «западноамериканская», и т. п.

Большинство из этих видов — выходцы из Сибири, проникшие в Европу и на северо-запад Америки.

2. В составе аляскинско-центральноазиатской подгруппы — 4 вида, происходящих из высокогорий Азии и достигших впоследствии американского материка: *Stellaria umbellata*, *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla biflora*, *Crepis nana*.

3. Аляскинско-сибирская подгруппа состоит из 17 видов: *Calamagrostis holmii*, *Koeleria asiatica*, *Poa bryophila*, *Festuca auriculata*, *Puccinellia tenella* ssp. *tenella*, *Kobresia sibirica*, *Luzula tundricola*, *Salix pulchra*, *Cerastium maximum*, *Minuartia macrocarpa*, *Pulsatilla multifida*, *Descurainia sophioides*, *Potentilla hookeriana*, *Oxytropis mertensiana*, *Androsace bungeana*, *Senecio atripurpureus*, *S. tundricola*.

Как и таксоны двух первых подгрупп, аляскинско-сибирские виды в Америке распространены только в северо-западной части континента и на некоторых западных островах Канадского арктического архипелага. Многие из них не известны к востоку от р. Маккензи. Сибирское происхождение большинства видов подгруппы не вызывает сомнений. Лишь немногие из них проникли в северо-восточную часть Европы на последних этапах своего расселения.

4. К аляскинско-восточносибирской подгруппе относятся следующие 30 таксонов: *Selaginella sibirica*, *Arctagrostis arundinacea*, *Agrostis trinii*, *Poa anadyrica*, *P. paucispicula*, *P. pseudoabbreviata*, *Carex lugens*, *C. podocarpa*, *Salix polaris* ssp. *pseudopolaris*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Arenaria capillaris*, *Aconitum delphinifolium*, *Ranunculus grayi*, *Draba barbata*, *D. lonchocarpa*, *D. pilosa*, *D. pseudopilosa*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. nelsoniana*, *S. serpyllifolia*, *S. setigera*, *Potentilla elegans*, *Cnidium cnidiifolium*, *Primula borealis*, *Androsace ochotensis*, *Armeria arctica*, *Lagotis minor*, *Artemisia arctica*, *A. furcata*, *Taraxacum lateritium*.

Характер ареалов видов этой подгруппы свидетельствует о сравнительно недавнем проникновении большинства из них на американский материк. Возможно, ранее других на северо-западе Америки появились *Arenaria capillaris*, *Ranunculus grayi*, *Draba lonchocarpa*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii* — таксоны, формирование которых, весьма вероятно, происходило в более раннюю эпоху, когда господствовал континентальный субарктический климат. Не исключено, что эти четыре вида возникли в области, непосредственно прилегавшей к территориям берингийского шельфа, и одновременно распространялись к востоку и западу. Что касается остальных видов подгруппы, которые, как правило, не распространились на запад от Енисея, то их восточносибирские корни кажутся совершенно очевидными.

5. Американо-сибирская подгруппа объединяет 14 видов, широко распространенных в Сибири и на американском континенте, а также на островах Канадского арктического архипелага и частично даже в Гренландии: *Hierochloë pauciflora*, *Bromus pumpellianus*, *Eriophorum callitrix*, *Carex saxatilis* ssp. *laxa*, *Cerastium beeringianum*, *Caltha arctica*, *Erysimum pallasii*, *Draba oblongata*, *Ramischia obtusata*, *Ledum decumbens*, *Artemisia borealis*, *A. tilesii*, *Senecio congestus*, *Taraxacum hyparcticum*.

Большинство этих видов сформировалось в Сибири и смогло проникнуть в Америку через тундровые пространства, в состав которых, вероятно, входила и территория современного о. Врангеля. Очень возможно, что многие таксоны этой подгруппы в прошлом имели более обширные и даже циркумполярные ареалы, впоследствии сильно редуцированные по разным причинам.

6. Американо-восточносибирскую подгруппу образуют 17 таксонов, у которых западные пределы ареалов обычно не переходят на левобережье Енисея, а восточные — часто проходят в Гренландии: *Calamagrostis purpurascens*, *Deschampsia sukatchewii*, *Hordeum jubatum*, *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *Cerastium regelii* ssp. *regelii*, *Gastrolychnis triflora*, *Anemone richardsonii*, *Braya pilosa*, *Lesquerella arctica*, *Draba groen-

landica, *Parnassia kotzebuei*, *Potentilla uniflora*, *Astragalus richardsonii*, *Pedicularis capitata*, *P. langsdorffii*, *P. sudetica* ssp. *albo-labiata*, *Antennaria friesiana*.

Эта подгруппа объединяет как виды сибирского происхождения, мигрировавшие в Америку, так и виды, возникшие на американском континенте, а позже расселившиеся к западу. Очень возможно, что некоторые таксоны этой подгруппы — такие как *Gastrolychnis triflora*, *Braya pilosa*, *Draba groenlandica*, *Parnassia kotzebuei*, *Astragalus richardsonii* — сформировались в области шельфа севернее современного Берингова пролива, а впоследствии распространились на смежные территории Азии и Америки. Среди американо-восточносибирских видов американское происхождение вполне очевидно только для *Lesquerella arctica*. Вероятно, и *Antennaria friesiana* также возник на американском континенте. Остальные таксоны подгруппы скорее всего имеют сибирское происхождение.

7. Очень своеобразную чукотско-аляскинскую подгруппу, в которой преобладают таксоны, сформировавшиеся, вероятно, в области контакта материков Азии и Америки — на территориях, прилегающих к району современного Берингова пролива, — составляют 28 видов: *Deschampsia komarovii*, *Calamagrostis kolymaensis*, *Poa jordalii*, *P. lanata*, *P. malacantha*, *Bromus arcticus*, *Salix glacialis*, *S. ovalifolia*, *S. phlebophylla*, *S. rotundifolia*, *Claytoniella vassilievii* s. l., *Gastrolychnis ostenfeldii*, *Ranunculus turneri*, *Cardamine digitata*, *Draba palanderiana*, *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla nivea* ssp. *fallax*, *Oxytropis gorodkovii*, *O. jordalii*, *Primula tschuktschorum*, *Gentiana arctophila*, *Castilleja elegans*, *Arnica frigida*, *Senecio frigidus*, *S. hyperborealis*, *Artemisia glomerata*, *Taraxacum alaskanum*, *T. chamissonis*.

В этой подгруппе объединены таксоны, имеющие очень разную экологию и во многих случаях весьма несходную историю. Наряду с несомненно северокордильерскими по происхождению *Poa jordalii* и *Senecio hyperborealis*, отмеченными в Азии только на северо-востоке Чукотского п-ова и на о. Врангеля, в подгруппу входят *Poa malacantha* и *Claytoniella vassilievii*, возникновение которых связывается с горными системами крайнего северо-востока Азии. Формирование *Deschampsia komarovii*, *Calamagrostis kolymaensis*, *Poa lanata*, *Salix glacialis*, *S. ovalifolia*, *Primula tschuktschorum* скорее всего было связано с побережьями Берингова, Чукотского и Восточно-Сибирского морей. Есть основания предполагать, что *Gastrolychnis ostenfeldii*, несомненно родственный *G. triflora*, подобно последнему сформировался на шельфовых пространствах, — возможно, даже в непосредственной близости от территории о. Врангеля. Современный разорванный ареал *G. ostenfeldii* (низовья р. Колымы—о. Врангеля—о. Виктория—бассейн р. Маккензи) — свидетельство некогда широкого распространения вида в Берингии. Представляется очевидным проникновение в Азию из Америки *Gentiana arctophila*, *Potentilla nivea* ssp. *fallax*; аналогичную миграцию можно предположить и для *Draba palanderiana*. Что касается остальных видов подгруппы, то их генезис скорее всего следует связывать с территориями, лежащими между р. Колымой на западе и р. Маккензи на востоке.

8. В состав чукотско-американской подгруппы входят 11 видов. Это большей частью таксоны американского происхождения и частично виды, возникшие на шельфовых территориях севера Берингии: *Festuca hyperborea*, *Carex membranacea*, *Stellaria laeta*, *S. monantha*, *Minuartia rossii*, *Papaver radicatum* ssp. *occidentale*, *Draba arctogena*, *Potentilla vahliana*, *Dryas integrifolia*, *Oxytropis maydelliana*, *Erigeron compositus*.

По крайней мере для 5 видов — *Festuca hyperborea*, *Stellaria laeta*, *S. monantha*, *Papaver radicatum* ssp. *occidentale* и *Draba arctogena* — формирование на шельфовых пространствах Берингии представляется нам весьма вероятным. Такие же виды, как *Minuartia rossii* и *Erigeron compositus*, скорее всего сформировались в северных Кордильерах и проникли в Арктику во время одной из холодных фаз в период последней крупной

регрессии моря, что дало возможность этим видам широко расселиться в восточном направлении и несколько расширить ареалы к западу.

9. Наконец, 8 видов могут быть отнесены к так называемой чукотско-американо-европейской подгруппе. Это таксоны, которые, кроме Северной Америки, встречаются также на севере Европы и на северо-востоке Азии: *Festuca baffinensis*, *Carex hepburnii*, *C. scirpoidea*, *Draba crassifolia*, *Potentilla chamissonis*, *Mertensia maritima*, *Campanula uniflora*, *Taraxacum phymatocarpum*.

Очень возможно, что ареалы этих видов в прошлом были циркумполярными, но с наступлением последней трансгрессии сильно сократились и оказались расчлененными. По-видимому, большинство таксонов этой подгруппы сформировалось на американском континенте, хотя в отношении таких видов, как *Potentilla chamissonis* и *Mertensia maritima*, могут быть выдвинуты и другие предположения.

В целом группа американо-евразиатских видов составляет 44% от всей флоры острова. Следует также учесть, что 40% флоры острова — циркумполярные виды. Столь высокий суммарный процент видов, общих для острова и для обоих континентов, — свидетельство широких миграций в прошлом через Берингийскую сушу.

То, что подобные миграции происходили в полосе к северу от современного Берингова пролива, представляется безусловным для таких арктических видов, как *Poa abbreviata*, *Puccinellia angustata*, *Festuca baffinensis*, *Carex hepburnii*, *Salix ovalifolia*, *Stellaria monantha*, *Gastrolychnis triflorum*, *G. ostenfeldii*, *Braya pilosa*, *Lesquerella arctica*, *Draba arctogena*, *D. grenlandica*, *D. micropetala*, *D. oblongata*, *D. subcapitata*, *Potentilla pulchella*, *Astragalus richardsonii*, *Castilleja elegans*, *Taraxacum hyparcticum* и многих других.

Наиболее ранними бореальными и гипоарктическими иммигрантами на территорию острова следует считать циркумполярные виды *Equisetum arvense*, *Festuca rubra*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Allium schoenoprasum*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *Batrachium trichophyllum*, *Cardamine pratensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Hippuris vulgaris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Androsace septentrionalis*.

Анализ ареалов видов американо-евразиатской группы позволяет предполагать, что они расселялись и проникали в район острова через прилегающие территории весьма разнообразными путями. Большинство бореальных, бореально-гипоарктических и гипоарктических видов американо-евразиатской группы могло мигрировать на территорию острова с юга и запада в периоды, когда эта территория находилась на значительном отдалении от побережья Полярного бассейна и характер ландшафтов в этом районе определялся господством континентального субарктического климата (Петровский, Юрцев, 1968, 1970).

В одну из наиболее ранних теплых эпох в район острова проникли сибирские по происхождению лугостепные виды *Carex obtusata*, *Cerastium arvense*, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Aster alpinus*. Не исключено, что в это же время здесь появились четыре вида, генетически тяготеющие к горам центральной Азии: *Stellaria umbellata*, *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla biflora*, *Crepis nana*.

С более прохладной эпохой, по-видимому, связано проникновение на территорию острова группы бореально-гипоарктических и аркто-монтанных видов, в числе которых можно назвать *Cerastium jenisejense*, *Parrya nudicaulis*, *Dryas octopetala*, *D. punctata*, *Astragalus umbellatus*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia frigida* и др. Миграция этих видов, вероятнее всего, шла с юга и запада — через шельфовые пространства, ныне занятые акваторией Восточно-Сибирского моря.

В отношении доминирующих во флоре острова умеренноарктических видов можно предположить, что процесс заселения ими территории, ныне ставшей островной, шел непрерывно до самого отделения ее от материковой суши. Экологическое разнообразие и характер ареалов этих видов, относящихся к американо-евразиатской группе, позволяют предполагать,

что в миграциях растений на шельфовых пространствах наблюдалась определенная периодичность. Об этом, в частности, свидетельствует сходство очертаний ареалов и даже совпадение их границ у целых серий видов. Например, в подгруппе аляскинско-восточносибирских видов весьма сходные ареалы обнаружены у *Selaginella sibirica*, *Agrostis trinii*, *Arenaria capillaris*, *Cnidium cnidiifolium*; в американо-восточносибирской подгруппе сходные ареалы имеют *Anemone richardsonii*, *Parnassia kotzebuei*, *Antennaria friesiana*, а в чукотско-аляскинской подгруппе таких серий можно выделить несколько, например одна из них включает *Salix rotundifolia*, *Chrysosplenium wrightii*, *Primula tschuktschorum*, а другая — *Senecio frigidus*, *Arnica frigida*.

Северокордильерские виды *Poa jordalii*, *Minuartia rossii*, *Senecio hyperborealis*, *Erigeron compositus* проникли на остров, по-видимому, почти одновременно с высокоарктическим *Potentilla vahliana* через шельфовые пространства незадолго до наступления последней трансгрессии моря в условиях сухого холодного климата.

Следует иметь в виду, что расселение некоторых видов в полосе шельфа, освобождавшейся от моря во время регрессий, могло идти с большой скоростью, почти не сравнимой со скоростью расселения растений в обычных условиях современной Арктики. Очевидно, что виды, тяготеющие к несомкнутым группировкам, на осушавшемся шельфе получали определенные преимущества для расселения и мигрировали с большей скоростью. Современным примером, иллюстрирующим это положение, может служить растительность морских кос и приморских террас на побережьях Чукотского и Восточно-Сибирского морей. Именно эта неравномерность в скорости расселения заставляет внимательно относиться к сопоставлению ареалов видов, расселявшихся на шельфовых территориях и в особенности по краю шельфа. И случаи несовпадающих ареалов у многих видов растений о. Врангеля не являются бесспорным доказательством асинхронных миграций таксонов, поскольку различия их современных ареалов могли возникнуть вторично как следствие редукции, вызванной климатическими флюктуациями и неоднократными перемещениями береговой линии в области Берингии.

Кроме циркумполярных и американо-евразиатских видов, во флоре острова имеется еще несколько групп таксонов, рассмотрение ареалов которых представляет значительный интерес для выявления географических связей флоры острова. Прежде всего следует назвать группу видов, встречающихся только на евразиатском континенте и примыкающих к нему островах. Эта группа, именуемая нами **евразиатской**, соответственно подразделяется на подгруппы, обсуждаемые ниже.

1. Очень небольшая, так называемая е в р а з и а т с к а я подгруппа включает 3 вида, не известных за пределами Евразии: *Stellaria peduncularis*, *Ranunculus spitsbergensis*, *Chrysosplenium alternifolium*.

Stellaria peduncularis, несомненно сибирский по происхождению вид, по своему поведению на острове весьма сходен с группой лугово-степных видов, обсуждавшихся выше. Очень вероятно, что *S. peduncularis* появилась на территории о. Врангеля одновременно с уже упоминавшимися *Carex obtusata*, *Cerastium arvense* и другими видами. Во всяком случае несомненное родство *S. peduncularis* с североамериканским *S. longipes* Goldie s. l. указывает на довольно раннее проникновение сибирского таксона в область соединения евразиатского и американского материков, где, возможно, и произошла первичная дифференциация рас, приведшая к образованию целого комплекса видов, включаемого иногда в состав широко трактуемой *S. longipes* s. l. (*S. monantha* Hult., *S. crassipes* Hult., *S. laeta* Rich. и др.) и серии близкородственных форм, распространенных в субарктической Америке.

Проникновение в район острова *Chrysosplenium alternifolium* могло произойти одновременно с расселением других бореально-гипоарктических видов.

Возможно, что почти синхронно с расселением *Ch. alternifolium* шло расселение и тундрового гигрофита *Ranunculus spitsbergensis*. Современное его распространение — наглядный пример резкой редукции ареала у таксонов, возникновение и расселение которых было несомненно связано с широким развитием на равнинных шельфовых территориях болотно-тундровых комплексов. Имеются и другие указания на то, что в истории шельфовой биоты имел место период интенсивного развития болотно-тундровой растительности. С этим периодом определенно связано и максимальное расширение ареала такого вида, как *Caltha caespitosa*, относящегося к подгруппе сибирских видов (см. ниже).

2. Следующую подгруппу образуют 8 видов, распространенных преимущественно на территории Сибири: *Salix reptans*, *Caltha caespitosa*, *Arabis septentrionalis*, *Eritrichium sericeum* s. l., *Pedicularis amoena*, *P. sudetica* ssp. *novaiae-zemliae*, *Erigeron komarovii*, *Arnica iljinii*.

Тип ареалов всех перечисленных видов дает основание называть эту подгруппу сибирской. Только 2 вида (*Pedicularis amoena* и *Arnica iljinii*) мигрировали в район острова, вероятнее всего, с юга или запада в условиях континентального субарктического климата незадолго до наступления последней морской трансгрессии. Остальные 6 видов, безусловно, пришли на остров с запада через шельфовые пространства, ныне занятые акваторией Восточно-Сибирского моря. Судя по экологии и жизненности этих видов на острове, их расселение могло проходить успешно и очень быстро при климатических условиях, близких к современному климату о. Врангеля. По-видимому, проникновение этих шести видов по времени совпало со средней фазой последней трансгрессии моря, когда уже существовала акватория Чукотского моря, но западнее еще сохранялась полоса шельфовой суши, на которой территория о. Врангеля представляла крайний северо-восточный выступ.

3. Весьма значительную подгруппу во флоре острова составляют восточносибирские виды (20 таксонов): *Festuca lenensis*, *Roegneria villosa*, *Leymus interior*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *R. graminifolius* var. *subspathulata*, *Claytonia acutifolia*, *C. arctica*, *Stellaria fischeriana*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosa*, *Papaver pulvinatum*, *Braya aenea*, *Draba juvenilis*, *D. parvisiliquosa*, *Oxytropis adamsiana* s. l., *O. middendorffii* s. l., *Pedicularis villosa*, *Artemisia tanacetifolia* ssp. *taimyrensis*, *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii*, *Taraxacum sibiricum*.

На территорию острова большинство видов восточносибирской подгруппы проникло с запада через шельфовые пространства, по-видимому, в период последней холодно-сухой фазы, предшествовавшей времени обособления острова от остальной суши. Климат района, включавшего территорию, ныне ставшую островной, вероятно, был весьма сходен с современным климатом центральной части Таймыра. Но очень возможно, что в то время уже существовало водное пространство, ограничившее продвижение западных мигрантов на восток, в пределы современного американского материка. К началу последней трансгрессии моря все перечисленные восточносибирские виды могли уже достигнуть своих восточных пределов.

4. Подгруппа, условно называемая охотско-чукотской, объединяет 5 видов: *Festuca brevissima*, *Papaver paucistaminum*, *Draba tschuktschorum*, *Potentilla anachoretica*, *Oxytropis tschuktschorum*.

Распространение этих видов ограничено сравнительно небольшой территорией.

Festuca brevissima известен пока только в системе Анюйского, Анадырского, Чукотского и Корякского нагорий. Самобытность этого вида и его небольшой ареал представляют своеобразную флористическую загадку.

Горно-тундровые виды *Papaver paucistaminum* и *Oxytropis tschuktschorum*, кроме Чукотки и Корякии, встречаются также южнее — в горах восточной Якутии и на Колымском нагорье. Судя по тому, что по обеим сторонам Берингова пролива распространены родственные им таксоны — *Papaver keelei*, *P. macounii*, *Oxytropis gorodkovii* и другие, можно пред-

положить, что именно этот район в прошлом оказался родиной многих из них, в том числе и форм, давших начало обсуждаемым чукотским таксонам.

Очевидно, в этом же районе сформировался сугубо берингийский по типу распространения вид *Draba tschuktschorum* Trautv. apud Tolm. (Толмачев, 1975), расселившийся впоследствии к югу и северу.

Особую группу во флоре острова представляют **американские** виды, не встречающиеся на евразиатском континенте: *Poa hartzii*, *Gastrolychnis apetala* ssp. *attenuata*, *Chrysosplenium rosendahlii*, *Saxifraga monticola*, *Cardamine purpurea*, *Taraxacum lacerum*.

То, что все перечисленные таксоны происходят из Америки, не вызывает сомнения. Но пути и время их проникновения в район острова различны. Северокордильерские *Gastrolychnis apetala* ssp. *attenuata* и *Saxifraga monticola* могли попасть сюда сравнительно недавно — во время одного из последних осушений Берингова пролива. Таким же путем и примерно в это же время (но, возможно, в более влажную эпоху) мигрировали на остров *Chrysosplenium rosendahlii*, *Cardamine purpurea* и *Taraxacum lacerum* (ср.: Юрцев, 1974). Что касается *Poa hartzii*, то его появление на острове, по-видимому, следует связывать со значительно более ранним временем. В отличие от остальных пяти видов местонахождения *Poa hartzii* здесь имеют явно реликтовый характер. В то же время на острове довольно широко распространен эндемичный, но несомненно родственный *P. hartzii* вивипарный вид *P. vrangelica* Tzvel., который, возможно, является прямым производным американского таксона. Этот факт, безусловно, свидетельствует о достаточно длительном пребывании *P. hartzii* в данном районе. Скорее всего вид проник в пределы острова по северной окраине шельфа.

Группа **эндемичных** и **субэндемичных** видов острова насчитывает не менее девяти таксонов. Среди субэндемиков: *Puccinellia wrightii* ssp. *colpodioides*, отмеченный до сих пор только на острове и на северо-востоке Чукотского п-ова; *Papaver gorodkovii*, недавно найденный также в одном пункте на п-ове Сьюард (Аляска) и в окрестностях пос. Уэлен; *Oxytropis wrangelii*, обнаруженный недавно и в нижнем течении р. Ванкарем. Все три перечисленных вида очень обычны на острове, а местами произрастают даже в большом обилии. *Puccinellia wrightii* ssp. *colpodioides* во многих случаях выступает как доминант травяных группировок на карбонатных породах. *Oxytropis wrangelii* нередко доминирует в разнотравных сообществах на делювиальных шлейфах сопок. *Papaver gorodkovii* массово отмечен на карбонатных речных аллювиях. Все три таксона сформировались или на территории острова, или по крайней мере на шельфовых пространствах между островом и современным Беринговым проливом. *Puccinellia wrightii* ssp. *colpodioides* представляет собой северную расу амфиберингийского вида *P. wrightii*, типичная форма которого кстати является сравнительно редким растением. Среди родственных *Oxytropis wrangelii* видов следует назвать *O. sverdrupii* Lynge — эндемик о. Айон в Чаунской губе — и *O. bellii* (Britt.) Palibine, отмеченный пока только в районе Гудзонова залива (Канада). *Papaver gorodkovii* не имеет близкородственных форм среди арктических маков. Некоторое, но весьма отдаленное морфологическое сходство он обнаруживает с амфиберингийским видом *P. walpolei* A. E. Porsild. Заметный полиморфизм популяции *P. gorodkovii* на острове указывает, по нашему мнению, на значительную давность возникновения этого эндемика именно в пределах острова. К эндемикам острова среди форм, описанных в ранге видов, относятся по крайней мере 3 вида: *Poa vrangelica* Tzvel., о котором уже говорилось выше; *Papaver uschakovii* Tolm. et Petrovsky, имеющий определенное сходство с некоторыми формами комплекса *P. radicatum* Rottb., и *Potentilla wrangelii* Petrovsky — реликтовый эндемик острова, сородичами которого, по-видимому, являются *P. beringensis* Jurtz. с востока Чукотского п-ова и неописанный вид лапчатки, найденный на севере Анюйского нагорья. Если *Poa vrangelica* можно предположительно рассматривать как форму, производную от

P. hartzii, а *Papaver uschakovii* — как одну из заметно отдифференцировавшихся рас *P. radicatum* s. l., то своеобразие *Potentilla wrangelii* позволяет предполагать более значительный возраст этого реликта.

Еще два таксона, несомненно эндемичных для острова, выделены среди огромного разнообразия форм и разновидностей маков, обильно произрастающих на острове. Раса, предварительно идентифицированная нами как *Papaver leucotrichum* Tolm. var., по существу имеет лишь отдаленное сходство с этим сибирским видом и представляет собой самобытный таксон, заслуживающий видового ранга. Точно так же второй таксон, сближаемый нами с *Papaver macounii*, достаточно четко отличается от всех остальных арктических маков.

Нахождение на острове эндемичной расы *Trisetum spicatum* ssp. *wrangelense*, имеющей определенное сходство с такими подвидами комплекса *T. spicatum*, как кавказский ssp. *ovatipaniculatum* Hult., центральноазиатский ssp. *mongolicum* Hult. и южноамериканский ssp. *andinum* Hult. (Hultén, 1959), свидетельствует о том, что дифференциация этого комплекса имела место по крайней мере в конце третичного периода, и, судя по всему, уже тогда в районе современного о. Врангеля могли существовать экотопы с микроклиматом, сходным с современными условиями произрастания *T. spicatum* ssp. *wrangelense*. Растения этого подвида наиболее обычны в нижних частях южных склонов и на сухих пойменных террасах в наиболее теплой летом центральной части острова.

Кроме перечисленных выше эндемиков и субэндемиков, на острове зарегистрирована целая серия форм и рас маков и одуванчиков, которые не могут быть идентифицированы с уже описанными видами и должны быть отнесены к числу эндемиков острова преимущественно в ранге самостоятельных видов. Обращает на себя внимание исключительное морфологическое разнообразие маков на острове. Уже сам факт значительного видового богатства маков на острове (9 видов *Papaver* из 15, встречающихся в советской Арктике, — см. Толмачев, 1975) позволяет предположить, что территория острова и прилегающие к ней участки суши в свое время могли быть резерватом популяций *Papaver*, впоследствии более широко расселявшихся в Арктике и послуживших исходным материалом для последующего интенсивного формообразования.

Одновременное произрастание на острове своеобразных форм, близких к восточносибирскому *P. nudicaule*, типично арктических видов *P. radicatum*, *P. polare*, *P. pulvinatum* и специфических рас, родственных макам, обитающим в континентальных горных районах Чукотки, Аляски и Юкона, свидетельствует об интенсивном процессе формообразования у *Papaver* именно в этом районе. Последующее расселение к западу и востоку и естественная дифференциация исходных форм создали наблюдаемое ныне многообразие популяций маков как в сибирской, так и в американской Арктике.

Рассмотрев в общих чертах состав отдельных географических групп, слагающих островную флору, мы считали интересным провести сравнение количественных показателей, характеризующих каждую группу и подгруппу. Помещенная ниже таблица иллюстрирует эти количественные соотношения (см. таблицу).

Судя по соотношению во флоре острова видов евразиатских и американских, здесь, равно как и на примыкающих к ней пространствах шельфовой суши, в течение большей части четвертичного периода характер флоры определялся господством континентальных восточносибирских флористических комплексов.

Вместе с тем сложная геологическая и биогеографическая обстановка в этом районе на протяжении всего четвертичного периода обусловила формирование ряда самобытных флористических элементов, частично, возможно, исчезнувших, но в целом и поныне определяющих специфические черты многих региональных флор в области, примыкающей к Берингову проливу.

Совершенно очевидно, что большая часть видов, входящих в состав чукотской, чукотско-аляскинской и чукотско-американской подгрупп,

Число видов в разных географических группах и подгруппах флоры о. Врангеля

Группы и подгруппы	Число таксонов	
	общее	в процентах к общему числу
1. Циркумполярные и субциркумполярные	128	39.4
2. Американо-евразиатские (всего)	146	44.9
в том числе в подгруппах:		
аляскинско-евразиатские	17	
аляскинско-центральноазиатские	4	
аляскинско-сибирские	17	
аляскинско-восточносибирские	30	
американо-сибирские	14	
американо-восточносибирские	17	
чукотско(охотско)-аляскинские	28	
чукотско-американские	11	
чукотско-американо-европейские	8	
3. Евразиатские (всего)	36	11.1
в том числе в подгруппах:		
евразиатские	3	
сибирские	8	
восточносибирские	20	
охотско-чукотские и чукотские	5	
4. Американские	6	1.8
5. Эндемики и субэндемики острова	9	2.8
Всего	325	100.0

в своем возникновении и становлении связана именно с территорией, располагавшейся между р. Колымой на западе и р. Маккензи на востоке. С этой же территорией определенно следует связывать формирование ряда субэндемичных и эндемичных видов острова.

Выше указывалось на вероятность того, что в этом же районе могли возникнуть, а затем широко распространиться к востоку и западу такие виды, как *Calamagrostis purpurascens*, *Gastrolychnis triflorum*, *Braya pilosa*, *Draba groenlandica*, *Parnassia kotzebuei*, *Saxifraga nelsoniana*, *Astragalus richardsonii*, *Pedicularis langsdorffii*. Аналогичные гипотезы могут быть приняты и еще для целого ряда видов. Таким образом, роль рассматриваемого района шельфовой суши в формировании регионального флористического комплекса, составляющего ныне заметную часть островной флоры, представляется весьма значительной.

Принимая в общем концепцию «берингийских радиантов» (Hultén, 1937), мы исходим из того, что именно наиболее медленно расселявшиеся и наиболее поздние «радианты» (к числу которых может быть отнесена бо́льшая часть видов чукотской, чукотско-аляскинской и чукотско-американской подгрупп) вызывают меньше всего сомнений относительно определения области их возникновения. Что касается большинства других видов-радиантов, в том числе и многих циркумполярных, то исходные районы для многих из них, опираясь лишь на данные фитохорологии, невозможно установить.

Причину значительного преобладания на острове восточносибирских флористических элементов, вероятно, прежде всего следует связывать с геологической историей района. Есть убедительные факты, свидетельствующие о том, что даже в периоды максимального отступания моря, когда северная окраина шельфовой суши находилась значительно севернее современного о. Врангеля, восточнее его располагалась довольно обширная акватория залива Полярного бассейна (Hopkins, 1959). Залив был основным препятствием для прямых широтных миграций с востока. Кроме того, в периоды более высокого уровня моря (частично даже во время существования Берингова пролива) территория острова определенное время оставалась частью евразиатского континента, омываемой с юга

и востока Чукотским морем. Отделение ее от материка, возможно, произошло 12—13 тыс. лет тому назад (Хопкинс, 1976). В связи с этим вполне естественно предположить, что бо́льшая часть поздних американских мигрантов проникла на остров не с востока, а с юго-востока в периоды возникновения сухопутных перемычек в районе Берингова пролива и к северу от него (ср. Юрцев, 1976а).

Есть и еще одна немаловажная, на наш взгляд, причина преобладания сибирских видов во флоре острова. Процесс освобождения от моря евразиатского континентального шельфа в Полярном бассейне происходил на территории с фронтальной протяженностью в несколько тысяч километров и не менее 300—500 км с юга на север. При заселении столь огромных пространств и соответствующем смещении границ природных зон в процесс миграции вовлекалось очень большое число видов, причем некоторые из них, попадая в оптимальные условия, получали возможность массово размножаться и быстро расселяться. Освобождавшаяся от моря территория американского арктического шельфа имела иную конфигурацию, и в районе современного моря Бофорта осушавшаяся полоса была сравнительно узкой. Естественно, что в таких условиях миграции растений с востока (со стороны Канадского архипелага) носили более ограниченный характер — в них вовлекалось несравненно меньшее число видов, причем полоса шельфа в южной части моря Бофорта заселялась главным образом мигрантами с юга, так что даже при отсутствии водных или иных преград американские флористические комплексы не могли иметь каких-либо преимуществ перед восточносибирскими в заселении осушавшихся шельфовых территорий, окружавших о. Врангеля. Это положение хорошо иллюстрируется и тем фактом, что на запад арктической Америки проникло значительное число сибирских видов, тогда как американские таксоны в арктической Азии крайне малочисленны (Юрцев, 1974, 1976а; Кожевников, 1976).

При реконструкции процесса расселения многих видов растений не следует исходить из представления об обязательном фронтальном расширении их ареалов. Распространению плодов и семян на значительные расстояния в Арктике способствуют ветры — особенно в районах с малоснежными зимами. Поэтому миграции целого ряда видов могли происходить в области Берингийской суши даже при наличии нешироких проливов (Юрцев, 1976б). Возможно, что преобладание миграций растений с запада на восток в этом районе в известной мере могло определяться и направлением господствующих ветров в осенне-зимний период. Точно так же гипотезой о преобладании ветров северных румбов можно в некоторой степени объяснить тот факт, что целый ряд горно-тундровых видов, обычных на Чукотском нагорье, не смог преодолеть полосу равнинных тундр на месте современного пролива Лонга (ср.: Петровский, Юрцев, 1968, 1970), хотя плоды и семена многих из этих видов легко переносятся ветром (например, *Salix sphenophylla*, *S. tschuktschorum*, *S. chamissonis*, *Acomastylis rossii*, *Erigeron humilis* и др.). Это один из примеров, когда фронтальное расширение ареала оказывается невозможным на равнинной территории.

Вопрос о путях и времени миграций определенных видов или целых флористических комплексов всегда в той или иной мере связан с проблемой реконструкции климатических условий рассматриваемых эпох. Знание экологии растений в известной степени дает возможность судить о характере климата, хотя, конечно, аналогии в таких случаях носят довольно общий характер. Как известно, степень активности видов (Юрцев, 1968) находится в прямой зависимости от степени соответствия экологии вида условиям окружающей среды. Поэтому высокая численность популяций и широкое распространение на острове таких таксонов, как *Puccinellia wrightii* ssp. *colpodioides*, *Festuca baffinensis*, *F. brevissima*, *Salix rotundifolia*, *Papaver pulvinatum*, *Braya purpurascens*, *Draba subcapitata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla vahliana*, *Dryas integrifolia*, *Oxytropis wrangelii*, *Castilleja elegans*, *Artemisia borealis*, *Senecio frigidus*, *Taraxacum*

phymatocarpum, могут указывать на то, что расселение этих видов на шельфовых территориях проходило, вероятно, в климатических условиях, сходных с современными. Амплитуда колебаний температуры воздуха в течение вегетационного периода вряд ли существенно отличалась от аналогичных показателей современной эпохи. Несомненно, что на территории, ныне являющейся островной, в периоды осушения шельфа возрастала континентальность климата, что, естественно, способствовало возрастанию роли видов, находящих ныне свой климатический оптимум в более южных районах. К числу таких видов на острове относятся прежде всего *Agrostis trinii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis purpurascens*, *Koeleria asiatica*, *Festuca auriculata*, *F. lenensis*, *Carex obtusata*, *Arenaria capillaris*, *Cerastium arvense*, *Pulsatilla multifida*, *Aster alpinus*, *Arnica frigida* и др. Очень возможно, что иногда причиной миграций могли быть даже незначительные флюктуации климата, поскольку в Арктике уже небольшое изменение одного из элементов климата (ветровой режим, количество осадков и т. п.) зачастую дает серьезные преимущества в выживании и расселении одних видов и одновременно уменьшает возможности существования или делает его невозможным для других. Именно поэтому гипотезы о характере климатов, создаваемые на базе экологии современных видов, могут быть приняты только при наличии многочисленных и вполне конкретных доказательств.

Подводя итоги, необходимо подчеркнуть следующее.

1. Современная флора острова в своей основе — достаточно полно сохранившийся флористический комплекс, который был присущ прилегающей области шельфовой суши в сравнительно недалеком прошлом и затем претерпел лишь незначительное изменение (главным образом в сторону обеднения) в связи с затоплением шельфа.

2. Бо́льшая часть видов современной флоры острова на протяжении средне- и позднечетвертичного времени была распространена на безлесных территориях осушенного в ту эпоху восточносибирского шельфа.

3. В периоды осушения шельфа в район, примыкавший с севера к побережьям Чукотки и Аляски и включавший в себя территорию современного о. Врангеля, интенсивно мигрировали виды, заселявшие в то время крайний северо-восток Азии и крайний северо-запад Америки. Вероятно, в заселении освобождавшихся от моря шельфовых пространств активную роль играли также популяции многих видов, произраставших на острове. В этом районе могла сформироваться целая серия таксонов, мигрировавших впоследствии на соседние и более отдаленные территории. Более значительным миграциям в район острова со стороны американского континента определенно препятствовало периодическое возникновение акватории севернее Берингова пролива.

Флора о. Врангеля исторически неразрывно связана с флорами арктических территорий Восточной Сибири и в известном смысле примыкает к типу восточносибирских флор. Виды, мигрировавшие в район острова с востока и юга, составляют весьма незначительную часть, и их присутствие во флоре острова лишь подчеркивает местную специфику данного флористического комплекса. Точно так же наличие относительно молодых эндемичных таксонов указывает лишь на известную изоляцию формообразовательных процессов, вероятно, неоднократно имевшую место в силу разных биогеографических причин, поскольку восточносибирские корни для большинства эндемиков достаточно очевидны.

ЛИТЕРАТУРА

Кожевников Ю. П. (1976). Американский элемент во флоре Чукотки. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток.— Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1.— Петровский В. В., Б. А. Юрцев. (1968). О значении флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий. В кн.: Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. Л.— Петровский В. В., Б. А. Юрцев. (1970). Значение флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережья в кайно-

зое. Л.— Т о л м а ч е в А. И. (1975). Род *Papaver* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 7. Л.— Х о п к и н с Д. М. (1976). История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток.— Ю р ц е в Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири.— Ю р ц е в Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии.— Ю р ц е в Б. А. (1976а). Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток.— Ю р ц е в Б. А. (1976б). Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток.— H o p k i n s D. M. (1959). Cenozoic history of the Bering Land Bridge. Science, 129.— H u l t é n E. (1937). Outline of the history of arctic and boreal biota during the quarternary period.— H u l t é n E. (1959). Study in *Trisetum spicatum* (L.) Richt. complex. Svensk Bot. Tidskr., 53, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1977.

S U M M A R Y

The geographical and ecologo-floristic analysis of vascular plants of Wrangel island reveals a definite role of Siberian continental species in the forming of the modern flora of the island, and at the same time shows the multiplicity of ways of species penetration into the area of shelf adjoining the island, as well as the difference in migration periods of many taxa.

УДК 581.84 : 581.82.2 : 582.479

В. М. Еремин

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ РОДА *PINUS* (*PINACEAE*) СОВЕТСКОГО СОЮЗА

V. M. EREMIN. THE ANATOMY OF BARK IN SPECIES OF THE GENUS *PINUS* IN THE SOVIET UNION

Приведены результаты исследования анатомического строения коры 13 видов рода *Pinus*, имеющих естественный ареал на территории СССР. Изучены образцы коры, взятые с разных высот модельных деревьев, произраставших в оптимальных для каждого вида условиях местообитания. Исследованные виды рода *Pinus*, имея значительное сходство во внутреннем строении коры, характеризуются наличием специфических черт, позволяющих четко различать подроды, секции и виды.

Род *Pinus* является наиболее крупным в сем. *Pinaceae* и насчитывает около 100 видов (Деревья и кустарники СССР, 1949; Тахтаджян, 1956). Однако в СССР в естественных условиях произрастает только 15 видов (Соколов, Связева, 1965). Сведения по анатомии коры представителей рода *Pinus* весьма многочисленны и имеются как в зарубежной, так и в отечественной литературе (Sanio, 1873—1874; Moeller, 1882; Abbe, Crafts, 1939; Holdheide, 1951; Chang, 1954; Bagda, 1956; Srivastava, 1963; Murmanis, Evert, 1967; Outer, 1967; Лотова, 1967, 1968а, 1969, 1971, 1975; Еремин, 1972, 1974а, б, в; Koch, 1972, и др.). Следует, однако, отметить, что в работах зарубежных исследователей, как правило, отсутствуют данные о динамике коры по высоте ствола и большинство из этих работ содержит описание коры только стволовой части. Многие исследования посвящены изучению какой-либо одной ткани (Srivastava, 1963, 1969; Wooding, 1966; Murmanis, Evert, 1966, 1967; Outer, 1967). Виды *Pinus*, естественно произрастающие в СССР, за исключением *P. sylvestris*, зарубежными учеными не исследовались. Изучением анатомии коры отечественных видов *Pinus* занимается небольшой круг ученых; опубликованные результаты их работ не систематизированы и касаются или отдельных тканей коры (Лотова, 1967, 1968а, б, 1969, 1971, 1975; Раскатов, Еремин, 1971; Еремин, Максимов, 1974) или коры отдельных видов (Еремин, 1972, 1974а, б, в, 1975а, б, 1976г). Отмечено, что по анатомическому строению древесины виды *Pinus* не отличаются значительным многообразием и систематическое определение по признакам древесины возможно только до группы видов (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Будкевич, 1961).

Мы поставили целью исследовать и дать более или менее полное описание коры родового комплекса, выявить диагностические признаки в анатомическом строении коры на уровне вида, секции, подрода, составить ключи для определения видов по признакам анатомического строения. На примере других родов сем. *Pinaceae* нами ранее показано, что по признакам анатомического строения коры возможна диагностика на уровне вида (Еремин, Раскатов, 1974; Еремин, 1976а). В течение 1969—1977 гг. нами исследована кора нескольких видов рода *Pinus* (табл. 1).

Преимущественно в естественных насаждениях в период покоя (с октября по апрель) в 1969—1977 гг. с модельных деревьев брали образцы коры. Возраст деревьев составлял 40—100 лет; описание коры приведено

ТАБЛИЦА 1

Исследованные виды

Таксон	Место сбора образцов
Подрод *Haploxylon* Koehne	
Секция *Cembrae* Spach	
P. sibirica Du Tour	Красноярский край
P. cembra L.	Лесостепная опытная станция, Липецкая обл.
P. pumila (Pall.) Regel	О. Сахалин
P. koraiensis Sieb. et Zucc.	Приморский край
Подрод *Diploxylon* Koehne	
Секция *Banksia* Mayr	
P. pityusa Stev.	Грузинская ССР, Краснодарский край
P. stankewiczii (Sukacz.) Fomin	Крым, Судак
P. eldarica Medw.	Грузинская ССР
Секция *Eupitys* Spach	
P. funebris Kom. (*P. densiflora* Sieb. et Zucc.)	Приморский край
P. sylvestris L.	БССР, Воронежская и Амурская области
P. lapponica Mayr	Мурманская обл.
P. hamata (Stev.) Sosn.	Грузинская ССР
P. mugo Turra (*P. mughus* Scop.)	Лесостепная опытная станция, Липецкая обл.
P. pallasiana D. Don	Краснодарский край, Крым

Примечание. Названия даны по Соколову и Связевой (1965) с учетом новейших дополнений Черепанова (1973).

для 70—80-летних моделей за исключением *P. mugo*, *P. cembra*, *P. eldarica*, *P. stankewiczii*, возраст которых 35—40 лет. Более молодые и более старые экземпляры служили контролем. Все модельные деревья были хорошо развиты и не имели внешних признаков повреждения грибами и вредителями. С нескольких моделей каждого вида брали одно-двулетние побеги и 4—5 образцов из частей, равномерно размещенных по длине ствола. Образцы фиксировали в 96%-м спирте и выдерживали в смеси спирта и глицерина (1 : 1). Поперечные и продольные срезы коры изготавливали на санном микротоме с замораживающим столиком. По общепринятой методике получали постоянные микропрепараты и проводили анатомический анализ. Макрообразцы коры, фиксированный материал и микропрепараты хранятся на кафедре ботаники и дендрологии Воронежского лесотехнического института.

Все представители рода *Pinus* — типично корковые породы, так как у них в стволовой части в результате заложения повторных перидерм образуется корка (ритидом) (Mirov, 1967). Вследствие этого гистологический состав коры по высоте ствола не остается одинаковым. Кора побегов в гистологическом отношении более сложна, чем кора стволовой части, и включает в свой состав как первичные, так и вторичные ткани: эпидерму, гиподерму (не у всех видов), перидерму, первичную кору, первичный и вторичный луб (рис. 1), причем такой состав кора имеет только к концу первого года. В начале вегетационного периода перидерма в составе коры отсутствует, в стволовой же части кора включает в свой состав только два комплекса тканей — мертвый ритидом и живой вторичный луб (Moeller, 1882; Esau, 1964; Эсау, 1969, и др.) (рис. 2).

Эпидерма у всех видов однослойная; на ее внешней поверхности хорошо развита кутикула. По своему строению она хорошо различается у представителей разных подродов. Для всех видов подрода *Haploxylon*

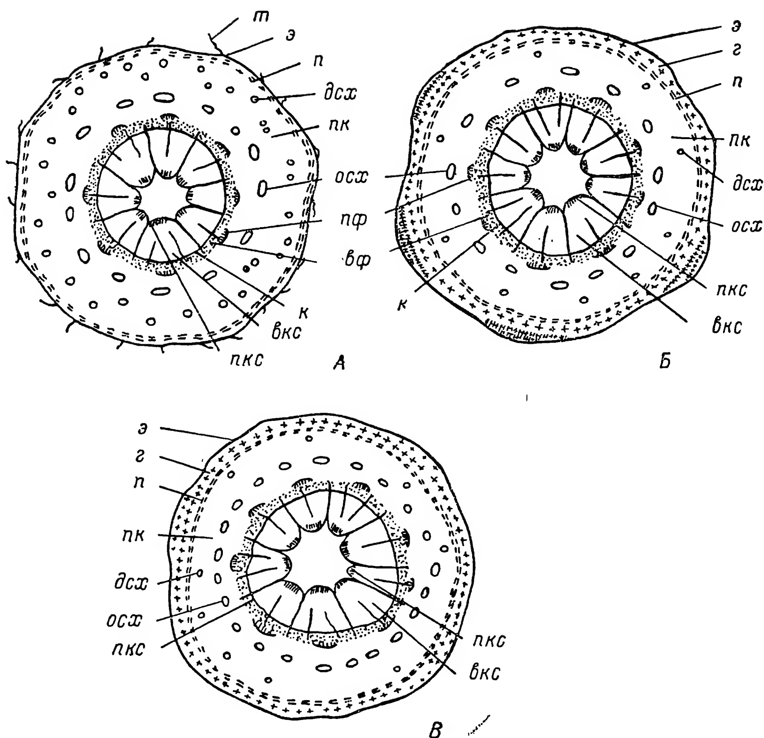


Рис. 1. Схема расположения тканей на поперечном срезе однолетних побегов, ×8.

А — *P. pumila*, *Б* — *P. eldarica*, *В* — *P. sylvestris*. *т* — трихомы, *э* — эпидерма, *п* — перидерма, *дсх* — дополнительный смоляной ход, *пк* — первичная кора, *осх* — основной смоляной ход, *пф* — первичная флоэма, *вф* — вторичная флоэма, *к* — камбий, *вкс* — вторичная ксилема, *пкс* — первичная ксилема, *г* — гиподерма.

характерно наличие обильных трихом. Обычно они одно- и многоклеточные, простые и ветвистые, с равномерно утолщенной оболочкой. Окончания волосков острые и только у *P. pumila* имеют различные окончания: вильчатые, грибовидные, шаровидные. В поперечнике клетки эпидермы неправильно квадратные или прямоугольные, вытянутые по окружности побега. Только у *P. eldarica* и *P. hamata* они имеют размеры поперечника в радиальном направлении больше, чем в тангентальном. У всех видов эпидермальные клетки вытянуты вдоль оси органа, причем у видов подрода *Haploxylon* радиальные стенки обычно мелковолнистые, а у видов *Diploxylon* они чаще гладкие. Утолщение стенок клеток эпидермы у представителей *Haploxylon* более или менее равномерное, за исключением *P. sibirica*, у которого внешняя стенка эпидермальных клеток сильно утолщена. У всех видов подрода *Diploxylon* внешняя стенка утолщена значительно больше, чем другие, но особенно сильно у *P. pallasiana* и *P. hamata* (толщина внешней стенки эпидермальных клеток этих видов равна половине радиального размера клетки).

Гиподерма имеется только у видов подрода *Diploxylon*. Она состоит из клеток, имеющих весьма разнообразные формы поперечников и вытянутых вдоль оси побега. У *P. pityusa* и *P. lapponica* гиподерма не образует сплошного слоя; у других видов эта ткань расположена сплошным кольцом, причем почти у всех видов под основаниями укороченных побегов образуются целые участки клеток с сильно утолщенными оболочками. Особенно хорошо развита эта ткань (5—7 слоев клеток) у *P. hamata* (рис. 3) и *P. eldarica*. Клетки, слагающие участки под основаниями укороченных побегов, морфологически гетерогенны. Большая часть их, расположенная во внутренних слоях, имеет значительно меньшую длину, чем клетки, расположенные в периферических рядах. Их с большим основанием можно назвать типичными брахисклереидами, чем клетками гиподермы. Продольные стенки у них часто мелковолнистые.

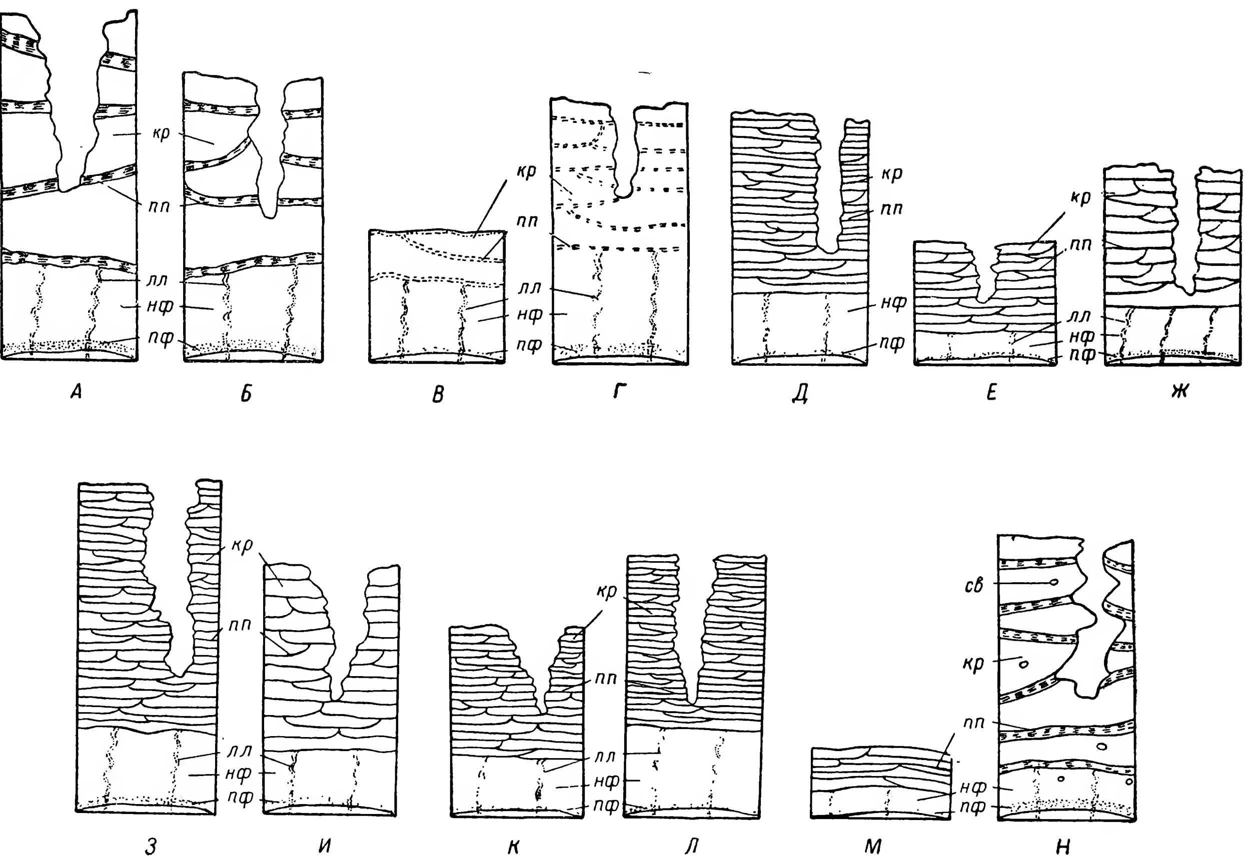


Рис. 2. Схема расположения тканей на поперечном срезе в нижней части ствола.

А — P. sibirica, Б — P. cembra, В — P. pumila, Г — P. koraiensis, Д — P. pityusa, Е — P. stankewiczii, Ж — P. eldarica, З — P. funebris, И — P. sylvestris, К — P. lapponica, Л — P. hamata, М — P. mugo, Н — P. pallasiana.

Для А—Г — М. 10 : 1; Д—З — М. 1 : 1; И—Н — М. 2 : 1.

кр — корка, *пп* — повторные перидермы, *лл* — лубяные лучи, *нф* — непроводящая флоэма, *пф* — проводящая флоэма, *св* — смоловместилища.

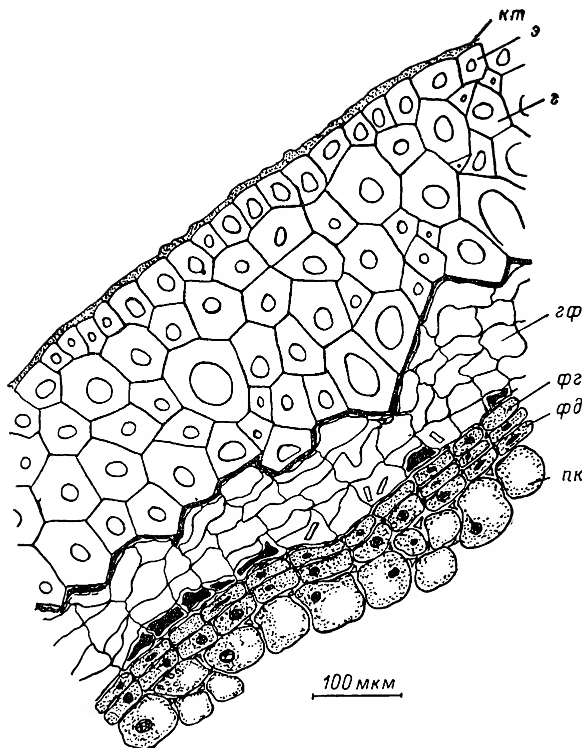


Рис. 3. Поперечный срез периферической части коры однолетнего побега *Pinus hamata*.
кт — кутикула, *гф* — губчатая феллема, *фг* — феллоген, *фд* — феллодерма; остальные обозначения, как на рис. 1.

Эпидерму и гиподерму от первичной коры отделяет перидерма, заложение которой вызывает отмирание периферических тканей. Заложение перидермы происходит довольно рано. В окрестностях Воронежа уже в середине мая у *P. koraiensis* и *P. sylvestris* образуется сплошное кольцо клеток феллогена, а в конце мая в нижней части побегов уже имеются 2—3 слоя клеток феллемы. К середине июня перидерма полностью сформирована (примерно 1.5 месяца спустя после того, как побег тронется в рост). Для сосен Турции Г. Багда (Bagda, 1956) отмечает, что наличие перидермы наблюдается уже через 1—1.5 месяца после образования побега, что вполне согласуется с нашими данными.

Важным признаком для систематики и диагностики многие авторы считают место заложения перидермы (Sanio, 1873—1874; Weiss, 1890). По этому признаку очень четко различаются подроды: у видов подрода *Haploxylon* перидерма формируется субэпидермально, у видов подрода *Diploxylon* — субгиподермально (рис. 3, 4). Феллоген однослойный и сложен клетками, характерными для образовательных тканей: тонкостенными, крупноядерными. Феллодерма состоит из двух-трех слоев клеток, богатых хлоропластами и крахмалом. Пограничные феллодермальные клетки практически не отличаются от феллогена, но по мере удаления от него они разрастаются в радиальном направлении и становятся округлыми. Внешне эти клетки делаются очень похожими на клетки первичной коры, отличаясь от них более плотным сложением и несколько утолщенными стенками.

Третья составная ткань перидермы — феллема — гетерогенна по составу, но становится таковой не сразу. В литературе отмечается, что состав феллемы может иметь диагностическое значение (Chang, 1954; Bamber, 1962). У исследованных нами видов наблюдалась следующая особенность в строении феллемы — представители подрода *Diploxylon* в однолетнем возрасте имели только губчатую феллему; каменистые клетки по-

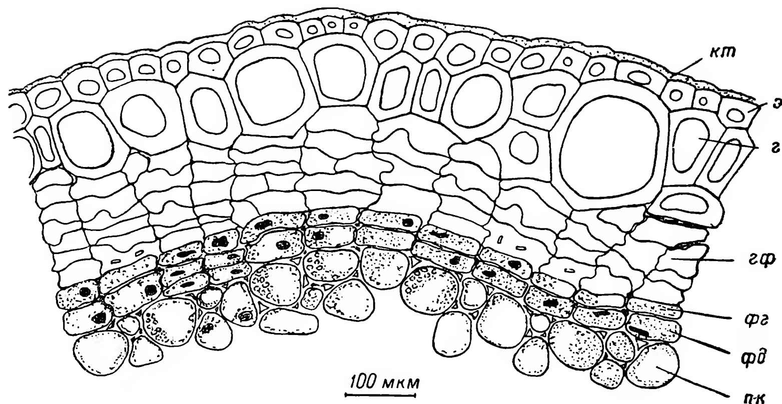


Рис. 4. Поперечный срез коры однолетнего побега *Pinus lapponica*.
Обозначения, как на рис. 1, 3.

являлись только на второй год и разделяли пробку первого и второго года. Только у *P. pallasiana* в однолетнем возрасте была каменистая пробка, но лишь под разрывами эпидермы. У видов подрода *Haploxylon* каменистые клетки, по форме напоминающие линзы, образуются уже в однолетних побегах, а на второй год они сливаются в сплошное кольцо. Все растения подрода *Haploxylon* в клетках феллемы, прилегающих к феллогену, содержат кубические и мелкопризматические кристаллы оксалата кальция (длина грани не более 20 мкм) (рис. 5). В подроде *Diploxylon* стилоиды оксалата кальция имеют длину грани от 20 до 100 мкм и откладываются как в клетках феллемы, так и в клетках феллодермы. Но отложение кристаллов наблюдалось здесь только у видов секции *Eupitys*, у представителей же секции *Banksia* данный процесс в клетках этих тканей нами не обнаружен.

Ширина перидерм различна — в однолетних побегах представителей обоих подродов она колеблется от 50 до 200 мкм, в двулетних побегах видов подрода *Haploxylon* происходит увеличение ширины перидермы вдвое, у видов же подрода *Diploxylon* перидерма практически не изменяется по ширине, так как клетки феллемы в результате радиального давления чрезвычайно сильно деформируются. У *P. pumila* наблюдалось даже некоторое уменьшение ширины перидермы (в однолетнем побеге ее ширина 110—120, а в двулетнем — только 50—80 мкм). Самую широкую перидерму в побегах имеет *P. funebris* (190—120 мкм — у однолетних и до 350 — у двулетних). В дальнейшем происходят накопление феллемы, растрескивание и шелушивание отмерших гиподермы и эпидермы, а пробка становится наружной покровной тканью. Мощность наружных перидерм достигает 400—500 мкм, их феллема гетерогенна.

Заложение повторных перидерм обычно происходит уже в верхней трети ствола, затем формируется ритидом. На время заложения повторных перидерм значительное влияние оказывают условия обитания (Еремин, 1975б, 1976в). У всех видов повторные перидермы не различаются по структуре. Для всех видов секции *Banksia* характерно наличие хорошо развитой феллодермы, состоящей из пяти-семи рядов клеток. Впоследствии феллодермальные клетки разрастаются в радиальном направлении и тогда ширина феллодермы в два-три раза превышает ширину пробки. Из секции *Eupitys* такое же явление наблюдалось только у *P. pallasiana*. Для всех видов рода *Pinus* характерно наличие в повторной перидерме, как и в наружной, разнородной пробки. У *P. cembra* и *P. mugo* часть клеток губчатой феллемы заполнена темно-коричневым содержимым. В клетках феллемы очень редко встречаются кристаллы оксалата кальция в отличие от видов *Picea* (Еремин, 1976а). Ширина повторных перидерм колеблется в значительных пределах, и закономерных отличий по этому

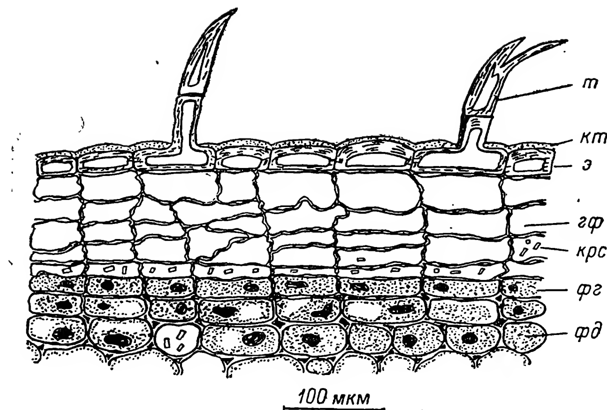


Рис. 5. Поперечный срез периферической части коры однолетнего побега *Pinus koraiensis*.

т — трихомы, *кт* — кутикула, *крс* — кристаллы. Остальные обозначения, как на рис. 1, 3.

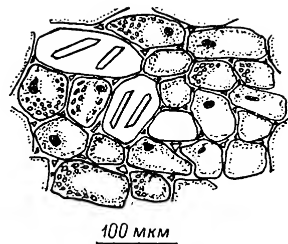


Рис. 6. Кристаллы оксалата кальция в клетках первичной коры *Pinus pityusa*.

признаку между подродами и секциями нет: обычно она составляет 80—300 мкм, и только у *P. pumila*, *P. mugo*, *P. pallasiana* ширина повторных перидерм 30—150 мкм. Вероятно, на размеры ширины этой ткани влияют условия местообитания, так как все перечисленные виды имеют естественный ареал в условиях, далеко не оптимальных. Наиболее мощные повторные перидермы имеют *P. eldarica* и *P. pallasiana*, у которых их ширина достигает 300—500 мкм и располагаются они друг от друга на расстоянии 1.5—2.5 мм. Таким образом, у *P. eldarica* корка представлена в основном участками отмершего луба, а не пробкой, как это ошибочно отмечает В. Х. Тутаюк (1959). Перидермы небольшой ширины расположены близко друг к другу. Например, у *P. pumila* повторные перидермы закладываются через 0.2—0.3, а у *P. mugo* и *P. hamata* — через 0.3—0.8 мм. Более мощные перидермы и значительные промежутки между ними способствуют формированию более толстой корки. Последняя у *P. pallasiana*, *P. pityusa*, *P. funebris* достигает значительной толщины — в возрасте 100—120 лет ширина корки составляет 5—7 см и более (рис. 2).

Первичная кора является наиболее развитой тканью побегов, и на ее долю приходится до 4/5 всей ширины коры. Эта ткань на поперечном срезе представлена овальными или многогранными клетками, а на продольном срезе — незначительно вытянутыми. Сеть межклетников выражена достаточно хорошо и с возрастом по мере отмирания клеток увеличивается. С ростом побега по диаметру клетки первичной коры несколько вытягиваются в тангентальном направлении и уплощаются в радиальном. У всех видов за исключением *P. sibirica* и *P. pumila* отдельные клетки содержат кристаллы оксалата кальция. У названных видов мы их также не обнаружили. В литературе есть указания, что и у *P. pityusa* в клетках первичной коры оксалат кальция отсутствует (Лотова, 1969), однако мы нашли у этого вида типичные стилоиды, хотя и в небольшом количестве (рис. 6). С возрастом число кристаллоносных клеток первичной коры может увеличиваться.

Кристаллы оксалата кальция различны у разных подродов. У видов подрода *Haploxylon* кристаллы кубические и короткопризматические с длиной грани 6—20 мкм, у видов подрода *Diploxylon* — бипирамидальные призмы с длиной грани 40—110 мкм.

В отличие от видов *Abies* и *Picea*, клетки первичной коры которых подвержены склерификации (Еремин, Раскатов, 1974; Еремин, 1976а), у видов *Pinus* первичная кора не содержит склереид.

Ширина пояса первичной коры варьирует в значительных пределах, лучше всего она развита у *P. pallasiana* и *P. koraiensis* (мощность первичной коры у них более 1 мм). Для первичной коры видов *Pinus* характерно

наличие хорошо развитой смолоносной системы, представленной основными и дополнительными ходами (Раскатов, Еремин, 1971; Еремин, 1972, 1975а). Следует отметить, что разграничение ходов на основные и дополнительные очень четкое у всех видов. Основные ходы крупные (до 450 мкм в диаметре в однолетнем побеге у *P. koraiensis*), эллипсовидные в поперечнике, ориентированы большим радиусом по окружности и расположены на небольшом расстоянии от луба. Исключений по этому признаку нет, хотя некоторые исследователи указывают на наличие основных смоляных ходов во вторичном лубе (Положенцев, Негруцкий, 1968). Дополнительные ходы округлые, вдвое меньше по диаметру, чем основные, и расположены за кругом основных (рис. 1). По структуре оба типа ходов одинаковы у всех видов: изнутри они выстланы одним слоем эпителиальных клеток, снаружи окружены одним-двумя слоями клеток сопровождающей паренхимы, клетки которой четко отличаются от клеток первичной коры своим более плотным сложением и более толстыми оболочками. На поперечном срезе они несколько вытянуты по окружности хода. Величина и структура ходов не могут быть диагностическими признаками видов, количество же ходов и соотношение между основными и дополнительными ходами могут использоваться в качестве диагностического признака на уровне секции. Для видов подрода *Haploxylon* характерно наличие 13 основных и большого числа дополнительных ходов (от 20 до 110) (рис. 1, *А*). Для видов секции *Banksia* подрода *Diploxylon* характерно наличие такого же числа основных (12—15), но значительно меньшего числа дополнительных ходов (5—20) (рис. 1, *Б*). Виды секции *Eupitys* не отличаются от видов секции *Banksia* по числу дополнительных ходов, но резко различаются по числу основных: на поперечном срезе однолетнего побега у них 18—23 (в среднем 21) основных ходов (рис. 1, *В*). Основные и дополнительные ходы первичной коры не соединяются с горизонтальными ходами луба. Дополнительные ходы в самом начале онтогенеза побега связаны с ходами хвоинок, но эта связь очень быстро прерывается. Формирование смоляных ходов происходит еще в почке, и с ростом побега они вытягиваются (Крушев, 1964; Еремин, 1972). Схема коммуникаций основных и дополнительных ходов у разных видов описана нами ранее (Раскатов, Еремин, 1971; Еремин, 1975а). В качестве особенностей отдельных видов следует отметить, что у *P. hamata* довольно часто эпителиальные клетки выполняют роль феллогена и образуют к центру хода клетки феллемы, полностью заполняя ими ход. У *P. stankewiczii* эпителиальные клетки могут делиться, несколько разрастаться и тоже заполняют ход, не превращаясь при этом в феллему.

С первичной корой в побегах граничит первичный луб, сложенный проводящими и запасающими элементами. Дать гистологическую характеристику этой ткани не представляется возможным, так как к концу вегетационного периода все ее элементы чрезвычайно сильно деформированы. Тем не менее четко видно, что первичный луб расположен отдельными участками, число которых соответствует числу проводящих пучков на ранних стадиях онтогенеза побега, так как беспучковый стебель хвойных формируется, как известно, на основе прокамбиальных пучков. *P. eldarica* в этом отношении не является исключением (рис. 1, *Б*). Мы считаем, что Тутаюк (1972) ошибочно указывает на кольцевое расположение первичного луба у этого вида.

Вторичная флоэма — сложная полифункциональная ткань, состоящая из проводящих, запасающих, выделительных элементов. Она обладает значительным количеством признаков, могущих быть диагностическими. Так, признаки строения этой ткани имеют определенное значение для решения вопросов филогении *Pinus* (Лотова, 1975; Еремин, 1976б). Вторичная флоэма вскоре после своего формирования испытывает возрастные изменения — морфологические и физиологические — вследствие того, что ранее, чем другие элементы коры, подвергается давлению изнутри под действием разрастающегося по диаметру ствола. Уже давно на поперечном срезе коры выделяли несколько зон (Moeller, 1882). При-

камбиальную часть вторичной флоэмы, имеющую ширину 0.1—0.4 мм, называли внутренней (Moeller, 1882), активной или функционирующей (Huber, 1939; Esau, 1964), проводящей (Esau, 1964; Лотова, 1968б). Среднюю зону (Moeller, 1882) в настоящее время чаще всего определяют как нефункционирующую (Srivastava, 1963; Esau, 1964), или непроводящую (Лотова, 1968б). Внешней корой Меллер (Moeller, 1882) называл ритидом. У видов *Pinus* все выделенные зоны различаются чрезвычайно четко. Ритидом представлен только мертвыми тканями. Проводящий и непроводящий луб состоит из одних и тех же структурных элементов, но различающихся функционально и морфологически.

Проводящие элементы луба — ситовидные клетки, типичные для хвойных — сильно вытянуты в длину (до 3 мм и более). Их косые стенки имеют длину до 600 мкм. Длина ситовидных клеток минимальная в однолетних побегах и, начиная с двулетнего возраста, закономерно увеличивается вниз по стволу (до середины его). Ниже, к основанию его, клетки или немного увеличиваются в длину или, наоборот, уменьшаются. Различия в длине клеток в средней и в нижней частях ствола недостоверны. Наиболее длинные ситовидные клетки имеют *P. koraiensis* (2502±105 мкм), *P. sibirica* (2720±85 мкм), *P. funebris* (2800±83), *P. sylvestris* (2666±75), а самые короткие — *P. pumila* (1668±60) и *P. mugo* (1355±54). Каждая клетка имеет 120—150 ситечек, бо́льшая часть (до 80%) которых сосредоточена на косых стенках. Форма ситечек округлая, что свидетельствует о более высокой специализации ситовидных элементов видов *Pinus* (Еремин, 1976б). На косых стенках ситечки почти касаются друг друга, их диаметр варьирует в пределах 15—30 мкм. В середине клетки расстояние между ситечками составляет 20—100 мкм. Длины клеток и их косых стенок у видов *Pinus* наименьшие среди видов других родов сем. *Pinaceae* (Еремин, 1976б). Поперечники ситовидных клеток обычно прямоугольные, так как их тангентальный размер значительно, иногда в 2 раза (у *P. pumila*, *P. sylvestris*), превышает радиальный. Размеры поперечников также увеличиваются при движении вниз по стволу. Например, у *P. sibirica* тангентальный размер ситовидных элементов в однолетнем побеге составляет 17±0.2 мкм, радиальный — 9±0.2 мкм, на середине ствола эти размеры соответственно равны 33±0.6 и 22±0.5 мкм. Примерно в таком же соотношении находятся размеры поперечников и у других видов.

На поперечном срезе ситовидные элементы в проводящем лубе расположены правильными радиальными рядами. У *P. pallasiana* в радиальном ряду находится 17—18 клеток, у *P. funebris* — 15—17, у *P. eldarica* и *P. stankewiczii* — 10—13 (рис. 7, *A*). Наименьшее число ситовидных клеток в ряду (4—7) имеют *P. pumila*, *P. mugo*, *P. hamata*. В соответствии с этим неодинакова и ширина проводящего луба; она колеблется в значительных пределах: от 400 мкм у *P. funebris* до 60—80 мкм у *P. pumila*. Безусловно, на число ситовидных клеток в ряду проводящего луба и его ширину оказывают влияние условия местообитания (Еремин, 1975б, 1976в). Две-три клетки радиального ряда, прилегающие к камбию, в год их отложения обычно не достигают полной дифференциации и находятся на многоядерной стадии. Это явление наблюдалось нами у всех видов и ранее отмечалось в литературе (Russow, 1882; Лотова, 1967). Наиболее широкую зону недифференцированных клеток имеют *P. hamata* и *P. eldarica*. Только весной следующего года они достигают полной зрелости и начинают функционировать. Уже на второй год после их образования происходит отмирание клеток Страсбургера (белковые или альбуминовые клетки) (Sauter, Braun, 1968) и ситовидных элементов и их деформация. Отмирание и сжатие клеток (облитерация) происходят у большинства видов неравномерно: почти до полной потери просвета облитерируются элементы, откладываемые в самом начале вегетационного сезона, поэтому между годичными слоями формируется как бы граница и становится отчетливой периодичность в отложении вторичного луба. Равномерно облитерируются ситовидные элементы у *P. pumila*; годичную слоистость

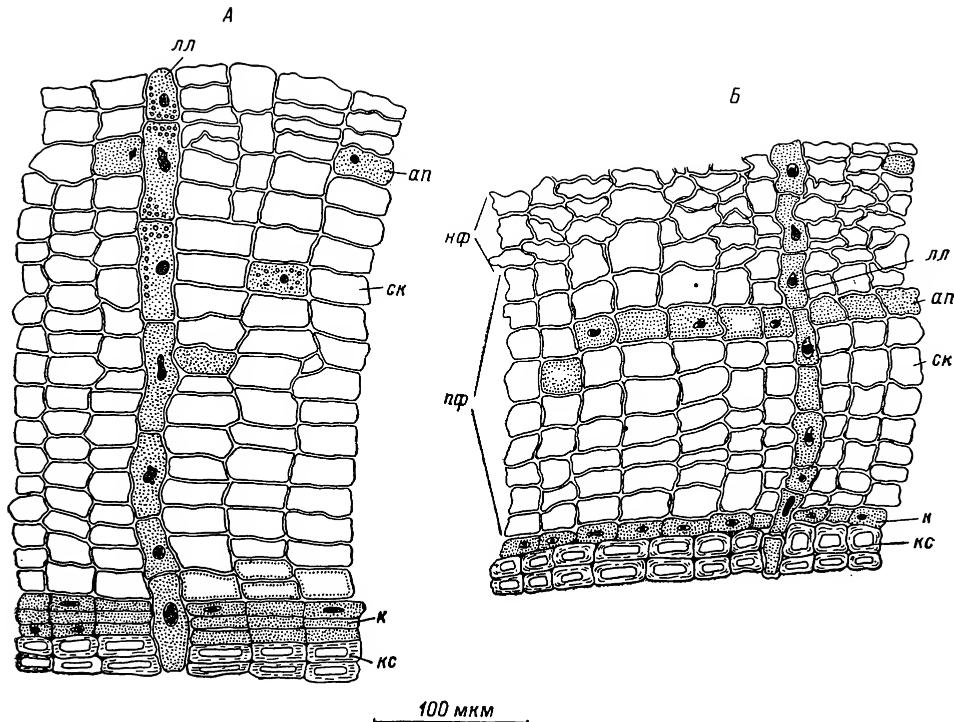


Рис. 7. Поперечный срез проводящего луба *Pinus stankewiczii* (*А*) и *Pinus pityusa* (*Б*).

ап — аксиальная паренхима, *ск* — ситовидные клетки, *кс* — ксилема. Остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

у этого вида подчеркивает четко расположенная тангентальными прослойками аксиальная паренхима. Не выражена годичная слоистость луба у *P. lapponica*, *P. funebris* и видов секции *Banksia*.

Запасающими тканями вторичного луба являются вертикальная паренхима (аксиальная) и горизонтальная паренхима. Аксиальная паренхима на продольном срезе имеет вид тяжей клеток, на поперечном — в основном прерывистых тангентальных полос. Диффузное расположение паренхимы наблюдается у *P. funebris*, *P. eldarica* и *P. stankewiczii*, что наряду с равномерной деформацией ситовидных клеток исключает формирование четкой слоистости в лубе. У остальных видов тангентальные прослойки паренхимы расположены или в начале годичного слоя, как у *P. cembra*, *P. hamata*, *P. pityusa* (рис. 7, *Б*), или в середине, как у *P. sibirica*. У *P. pallasiana* в ранней части годичного слоя выражена четкая тангентальная прослойка, она есть и в поздней части, но более прерывистая.

В клетках аксиальной паренхимы содержится очень много крахмальных зерен. Во вторичном лубе побегов всех видов аксиальная паренхима расположена только диффузно. Таким образом, в процессе онтогенеза стебля ее расположение изменяется.

С возрастом по мере перемещения паренхимы от камбия к периферии клетки аксиальной паренхимы несколько разрастаются, иногда делятся, как, например, у *P. cembra*. В периферической части ситовидные клетки облитерированы полностью, а при очень сильном разрастании клеток формируется дилатационный луб. Хорошо развита эта зона луба у видов секции *Banksia*, хуже — в подроде *Haploxylon*.

Уже в однолетнем возрасте в клетках аксиальной паренхимы откладываются кристаллы оксалата кальция. Прежде всего следует отметить, что по величине и форме кристаллов хорошо различаются подроды. Как и в первичной коре, у видов подрода *Haploxylon* кристаллы кубической и мелкопризматической формы, с длиной грани 6—40 мкм (рис. 8). У ви-

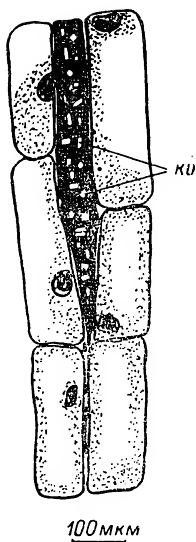


Рис. 8. Кристаллы оксалата кальция (*ко*) в клетках аксиальной паренхимы вторичной флоэмы *Pinus koraiensis*.

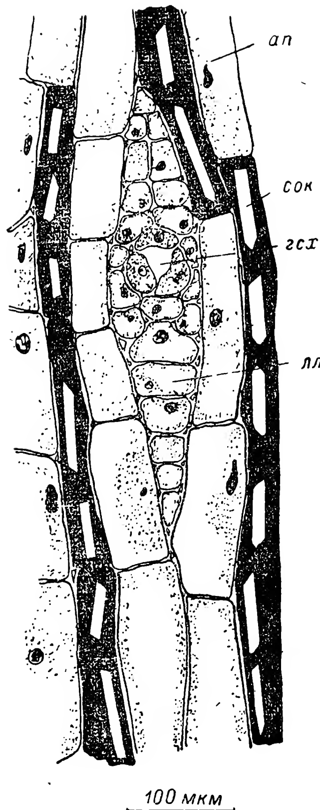


Рис. 9. Фрагмент тангентального среза вторичного луба в нижней части ствола *Pinus sylvestris*.

сок — стилоиды оксалата кальция, *гсх* — горизонтальные смоляные ходы.
Остальные обозначения, как на рис. 2 и 7.

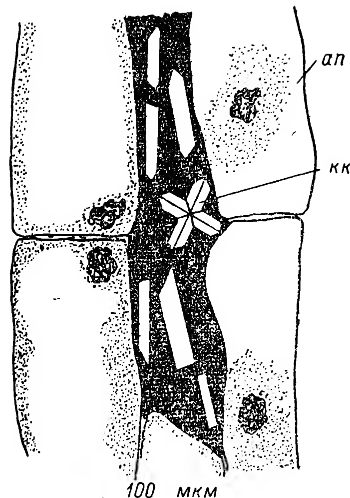


Рис. 10. Фрагмент тангентального среза вторичной флоэмы в нижней части ствола *Pinus lapponica*.

кк — крестообразный кристалл; остальные обозначения, как на рис. 7.

дов подрода *Diploxylon* (рис. 9) кристаллы — типичные стилоиды в форме бипирамидальных призм с длиной грани 40—110 мкм (Лотова, 1969; Howard, 1971; Еремин, 1972; Еремин, Максимов, 1974; Koch, 1972; Patel, 1975). Отложение кристаллов может происходить в веретеновидных инициалях (до деления их поперечными перегородками на паренхимные клетки), как, например, в лубе побегов *P. koraiensis* и *P. pumila*, но у большинства видов и в побегах и в стволовой части кристаллы откладываются после дифференциации инициалей на паренхимные клетки. Кристаллоносные клетки редко располагаются одиночно, как правило, они формируются по две-три рядом, образуя тяж. Содержимое клетки со временем отмирает и становится коричневым, в нем и находятся бесцветные кристаллы — по 1—5 в каждой клетке. По насыщенности кристаллоносной паренхимой виды *Pinus* значительно уступают видам *Abies* и *Picea* (Еремин, Раскатов, 1974; Еремин, 1976а). Например, в лубе *P. cembra* кристаллоносные клетки встречаются очень редко. У видов подрода *Haploxylon* и секции *Banksia* подрода *Diploxylon* в одно-двулетних побегах клеток с кристаллами в 3—4 раза больше, чем в стволовой части; у видов секции *Eupitys* подрода *Diploxylon* в стволовой части на единицу площади тангентального среза иногда откладывается кристаллоносной паренхимы даже больше, чем в побегах. Например, у *P. funebris* в побегах на 1 мм^2 тангентального среза образуется 15 клеток с кристаллами, а в стволовой части — 20—25.

Характерной чертой всех видов *Pinus* является отсутствие кристаллов в ритидоме. При переходе вторичного луба в состав ритидома кристаллы растворяются; вовлекаются ли образующиеся при этом вещества в обмен или расходуются на пропитывание оболочек — неизвестно.

Отличительной чертой *P. eldarica* и *P. lapponica* является наличие в паренхиме кристаллов, сросшихся крестообразно (рис. *10*). Ранее такие кристаллы отмечались нами у *P. sylvestris* в неблагоприятных условиях местообитания (Еремин, 1975б, 1976в).

Горизонтальная паренхима представлена узкими лубяными лучами. Эти лучи на всем протяжении проводящего луба морфологически гетерогенны и имеют правильное радиальное направление. При переходе в непроводящий луб альбуминовые клетки отмирают и лучи становятся морфологически гомогенными (Alfieri, Evert, 1968; Sauter, Braun, 1968; Эсау, 1969). Как и вертикальная паренхима, клетки горизонтальной паренхимы очень богаты крахмалом. Дилатация лучей у видов *Pinus* не происходит, но наблюдается незначительное разрастание клеток в ширину. В связи с деформацией ситовидных элементов и уменьшением ширины годичного слоя луба в непроводящей части луба лучи становятся слабоизвилистыми и довольно сильно отклоняются от первоначального направления. У всех видов преобладают лучи с числом слоев 1—5, значительно меньше лучей шести-десятислойных и очень мало с числом слоев более 10.

Для всех исследованных представителей рода *Pinus* характерно большее количество лучей в побегах, чем в стволе (обычно в 3—4 раза). Например, у *P. sibirica* в однолетнем побеге на 1 мм^2 тангентального среза насчитывается 60—70 лучей, а в середине ствола — только 18—20, у *P. eldarica* соответственно 100 и 25—40. Часть лучей содержит горизонтальные смоляные ходы, но число их невелико: у *P. pumila* только каждый сотый луч имеет горизонтальный ход, у *P. sibirica* и *P. sylvestris* — каждый восьмидесятый. Закономерность в содержании ходов у разных видов не обнаружена. Структура ходов обычна — изнутри они выстланы клетками эпителия, а роль сопровождающей паренхимы выполняют клетки луча. Диаметр ходов более или менее одинаков на всем протяжении хода. Только у *P. pallasiana* имеются изолированные шаровидные смоловместилища, подобные тем, которые описаны для лиственницы (Еремин, 1975а), но встречаются они довольно редко.

Как известно, механические элементы во вторичной флоэме видов *Pinus* отсутствуют, и только у Б. Каусмана (Kaussmann, 1963) мы нашли указание на присутствие склереид у *P. sylvestris*.

Таким образом, анатомический анализ коры видов *Pinus*, естественно произрастающих на территории СССР, позволил выявить четкие диагностические признаки, на основе которых разграничивают подроды, секции и виды. Различия в анатомии коры соответствуют делению видов *Pinus* по подродам и секциям на основе морфологических признаков. Для более наглядного представления отличительные признаки сведены в таблицу (табл. 2). Комплекс признаков позволяет диагносцировать виды, и это дало возможность составить ключи для определения видов *Pinus* по анатомическим признакам коры. Только два вида — *P. eldarica* и *P. stankewiczii* — практически не различаются по признакам строения коры, хотя по морфологическим признакам *P. stankewiczii* очень близка к *P. pityusa*. Очень близкими по строению коры оказались виды *P. sylvestris*, *P. lapponica*, *P. hamata*. Ранее нами было показано, что анатомическое строение коры может иметь определенное значение при решении вопроса о систематическом положении отдельных видов (Еремин, 1976в).

В заключение отметим, что выделенные нами признаки, характерные для отдельных подродов и секций рода *Pinus*, согласуются с данными других исследователей, изучавших анатомию коры других видов (Moeller, 1882; Holdheide, 1951; Chang, 1954; Mirov, 1967; Howard, 1971; Koch, 1972; Barnett, 1974; Patel, 1975).

ТАБЛИЦА 2

Признаки анатомии коры подродов и секций

Признаки	Подрод		
	Haploxylon	Diploxylon	
		секция	
		Banksia	Eupitys
Гиподерма	Нет	Есть	Есть
Место закладки перидермы	Субэпидермально	Субгиподермально	
Число смоляных ходов:			
основных	13	21	13
дополнительных	20 и более	Менее 20	
Длина грани кристаллов, мкм	6—40	40—110	
Кристаллы в феллеме перидермы побегов	Есть	Есть	Нет
Дилатационный луб	Нет	Нет	Есть
Каменистая пробка в феллеме однолетнего побега	Есть	Нет	Нет

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ PINUS ПО АНАТОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ КОРЫ

1. В коре побегов феллоген закладывается субэпидермально, гиподерма отсутствует, основных смоляных ходов до 15, дополнительных более 20, кристаллы оксалата кальция кубические (длина грани 6—10 мкм) и призматические (длина грани 40 мкм) (подрод *Haploxylon* Koehne) 2

— В коре побегов феллоген закладывается субгиподермально, под эпидермой хорошо развита гиподерма, основных смоляных ходов 10—23, дополнительных до 20, кристаллы оксалата кальция в форме бипирамидальных призм с длиной грани 40—110 мкм (подрод *Diploxylon* Koehne) 5

2. Аксиальная паренхима во вторичном лубе откладывается в начале годичного слоя 3

— Аксиальная паренхима откладывается в середине годичного слоя вторичного луба 4

3. В радиальном ряду годичного слоя вторичного луба содержится 5—8 ситовидных клеток, кристаллы оксалата кальция преимущественно кубической, реже мелкопризматической формы с длиной грани 5—6 мкм, дополнительных смоляных ходов на поперечном срезе побега 20—45 . . . . *P. pumila*

— В радиальном ряду годичного слоя луба 10—12 ситовидных клеток, кристаллы кубические и призматические с длиной грани до 25 мкм, на поперечном срезе побега 65—75 дополнительных смоляных ходов . . . . *P. cembra*

4. Дополнительных смоляных ходов на поперечном срезе побега 40—60, в клетках первичной коры нет кристаллов оксалата кальция . . . . *P. sibirica*

— Дополнительных смоляных ходов на поперечном срезе побега 60—110, в клетках первичной коры есть кристаллы оксалата кальция . . . . *P. koraiensis*

5. На поперечном срезе однолетнего побега 19—24 (в среднем 21) основных смоляных ходов. В феллеме перидермы побега есть кристаллы оксалата кальция (секция *Eupitys* Spach) 6

— На поперечном срезе однолетнего побега 11—13 основных смоляных ходов. В феллеме перидермы побегов кристаллы оксалата кальция отсутствуют (секция *Banksia* Mayr) 11

6. В радиальном ряду проводящего луба в стволовой части содержится 15—17 ситовидных клеток 7

— В радиальном ряду проводящего луба не более 12 ситовидных клеток 8

7. Аксиальная паренхима в проводящем лубе стволовой части расположена диффузно, в непроводящем лубе характер ее расположения такой же . . . . *P. funebris*

— Аксиальная паренхима в проводящем лубе стволовой части расположена в виде одной-двух прерывистых прослоек, в непроводящем лубе формируются четкие тангентальные прослойки клеток . . . . *P. sylvestris*

8. В радиальном ряду проводящего луба 7—12 ситовидных клеток 9

— В радиальном ряду проводящего луба 5—7 ситовидных клеток 10

9. В радиальном ряду 8—12 ситовидных клеток, аксиальная паренхима расположена в виде двух прерывистых тангентальных полос в начале годичного слоя, в лубе встречаются изолированные шаровидные смоловместилища. В перидерме феллодерма в 3—5 раз превышает по ширине феллему . . . . *P. pallasiana*

— В радиальном ряду проводящего луба 7—8 ситовидных клеток, аксиальная паренхима в виде одной тангентальной прослойки в начале годичного слоя, смоловместилища в лубе отсутствуют, феллодерма по ширине не превышает ширину феллемы . . . *P. hamata*

10. Аксиальная паренхима в виде одной прослойки в начале годичного слоя, на 1 мм² тангентального среза в стволовой части 5—8 клеток с кристаллами . . . . *P. lapponica*

— Аксиальная паренхима расположена одной прослойкой в конце годичного слоя, на 1 мм² тангентального среза в стволовой части 20—25 клеток с кристаллами . . . . *P. mugo*

11. В проводящем лубе 5—8 ситовидных клеток, аксиальная паренхима в виде прерывистой тангентальной прослойки в начале годичного слоя, дилатационная зона не выражена . . . . *P. pityusa*

— В проводящем лубе 12—16 ситовидных клеток, аксиальная паренхима расположена более или менее диффузно в первой половине годичного слоя. Дилатационная зона хорошо выражена . . . . *P. eldarica*, *P. stankewiczii*

ЛИТЕРАТУРА

Будкевич Е. В. (1961). Древесина сосновых. Анатомическое строение и ключи для определения родов и видов.— Деревья и кустарники СССР. (1949). 1.— Еремин В. М. (1972). Анатомическая структура коры хвойных древесных пород Дальнего Востока. Канд. дисс. Воронеж.— Еремин В. М. (1974а). Анатомическое строение коры сосны обыкновенной. Межвуз. научн. тр.: Лесная геоботаника и биология древесных растений, 2.— Еремин В. М. (1974б). Некоторые особенности структуры коры сосны могильной и кедрового стланика. Сб. тр. ДальНИИЛХ, 12.— Еремин В. М. (1974в). Ключи для определения некоторых дальневосточных хвойных по анатомической структуре коры. Сб. тр. ДальНИИЛХ, 12.— Еремин В. М. (1975а). Анатомия смолоносной системы коры некоторых пихт, елей, лиственниц и сосен. Биол. науки, 3.— Еремин В. М. (1975б). Влияние избыточного увлажнения на анатомическую структуру коры сосны обыкновенной. Лесн. ж., 2.— Еремин В. М. (1976а). Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза. Бот. ж., 61, 5.— Еремин В. М. (1976б). К вопросу о филогенетической специализации элементов вторичной флоэмы. Лесн. ж., 2.— Еремин В. М. (1976в). К вопросу о систематическом положении *Pinus lapponica* Mayr (по данным анатомии коры). Лесн. ж., 4.— Еремин В. М. (1976г). Структура коры кедра корейского. В кн.: Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов. Хабаровск.— Еремин В. М., В. М. Максимов. (1974). Отложение оксалата кальция в коре некоторых сосен. Биол. науки, 1.— Еремин В. М., П. Б. Раскатов. (1974). Анатомическое строение коры пихт Советского Союза. Бот. ж., 59, 5.— Крушев Л. Т. (1964). Смоляные ходы почек и побегов сосны. В кн.: Ботанические исследования, IV. Минск.— Лотова Л. И. (1967). О многоядерной стадии развития ситовидных элементов и трахеид хвойных растений. Вестн. МГУ. Биол., почвовед., 5.— Лотова Л. И. (1968а). Желатинизированные слои в стенках ситовидных элементов приморской сосны. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 3.— Лотова Л. И. (1968б). Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 6.— Лотова Л. И. (1969). Кристаллические вклю-

чения в клетках коровой паренхимы сосен. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 3.— Лотова Л. И. (1971). Направления структурной специализации вторичной флоэмы сосновых. Моск. совещ. по филогении растений. Тез. докл., 1. МГУ.— Лотова Л. И. (1975). О корреляции анатомических признаков древесины и луба в сем. Сосновых. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 1.— Положенцев П. А., С. Ф. Негруцкий. (1968). К характеристике смоляных ходов пицундской сосны. В кн.: Вопросы продуктивности лесного хозяйства. Научн. тр. Лесотехнич. инст., XXX. Воронеж.— Раскатов П. Б., В. М. Еремин. (1971). Смолоносная система в коре дальневосточных сосен *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Regel, *P. funebris* Kom. Бот. ж., 56, 7.— Соколов С. Я., О. Я. Связева. (1965). География древесных растений СССР.— Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения, 1.— Тутаюк В. Х. (1959). О некоторых показателях экологической приспособленности дикорастущей эльдарской сосны *P. eldarica*. Бот. ж., 44, 2.— Тутаюк В. Х. (1972). Анатомия и морфология растений.— Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX).— Эсау К. (1969). Анатомия растений.— Яценко-Хмелевский А. А. (1954). Древесины Кавказа, 1. Ереван.— Abbe L. B., A. S. Crafts. (1939). Phloem of white pine and other coniferous species. Bot. Gaz., 100, 4.— Alfieri F. J., R. F. Evert. (1968). Observations on albuminous cells in *Pinus*. Planta, 78, 2.— Bagda H. (1956). Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Rinde und Borke von drei Türkischen Pinus-Arten. Istambul. Univ. fen.-fak. mecm., 21, 3.— Bamber R. K. (1962). The anatomy of the barks of *Leptospermoideae*. Austral. J. Bot., 10, 1.— Barnett J. R. (1974). Secondary phloem in *Pinus radiata* D. Don. 2. Structure of parenchyma cells. N. Z. J. Bot., 12, 3.— Chang Ying-pe. (1954). Bark structure of North American Conifers. U. S. Dep. of agricult. Techn. Bull., 1095.— Esau K. (1964). Structure and development of the bark in Dicotyledons. In: The formation of wood in forest trees.— Greguss P. (1955). Xylotomische Bestimmung der heite lebenden Gymnospermen.— Holdheide W. (1951). Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, 1.— Howard E. T. (1971). Bark structure of the southern pines. Wood Sci., 3.— Huber B. (1939). Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veranderungen. Jahrb. F. Wiss. Bot., 88, 2.— Kaussmann B. (1963). Pflanzenanatomie.— Koch P. (1972). Utilization of the southern pines 1.— Mirov N. T. (1967). The Genus *Pinus*.— Moeller J. (1882). Anatomie der Baumrinden.— Murmanis L., R. F. Evert. (1966). Some aspects of sieve cell ultrastructure in *Pinus strobus*. Amer. J. Bot., 52.— Murmanis L., R. F. Evert. (1967). Parenchyma cells of secondary phloem in *Pinus strobus*. Planta, 73, 4.— Outer R. W. (1967). Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. Meded. Landbauwhogeschool Wageningen, 67, 7.— Patel R. (1975). Bark anatomy of Radiata pine, Corsican pine and Douglas Fir Grown in New Zealand. N. Z. J. Bot., 13, 2.— Russow E. (1882). Über den Bau und die Entwicklung der Siebröhren und über Bau und Entwicklung der seconderen Rinden der Dicotylen und Gymnospermen. Sitzungsber. Naturf. Gesellschaft Dorpat, 6.— Sanio K. (1873—1874). Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.). Jahrb. Wiss. Bot., 9.— Sauter J. J., H. J. Braun. (1968). Histologische und cytochemische Untersuchungen zur Funktion der Baststrahlen von *Larix decidua* Mill., unter besonderer Berücksichtigung der Strasburger-Zellen. Pflanzenphysiol., 59, 5.— Srivastava L. M. (1963). Secondary phloem in the *Pinaceae*. Univ. Calif. Publs. Bot., 36, 1.— Srivastava L. M. (1969). On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. III. The secondary walls of the sieve elements of *Pinus strobus*. Amer. J. Bot., 56, 3.— Weiss J. (1890). Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung. Denkschriften der Koekiglichbauer bot. Ges. zu Regensburg, 6.— Wooding F. B. P. (1966). The development of the sieve elements of *Pinus pinea*. Planta, 69, 3.

Воронежский лесотехнический институт. Получено 30 V 1977.

SUMMARY

Differential characters in anatomical structure of bark have been found, which made possible the composition of a clue for determination of species. According to the characters of bark structure subgenera and sections are legibly distinguished, whereas for the diagnostics of species a complex of characters is necessary. With respect to diagnosis the bark of shoots is more indicative than that of the trunk part.

УДК 59.04 : 547.562.2

М. Я. Школьник, Ю. С. Смирнов, Д. И. Стом

ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ, ИНДУЦИРУЕМЫЕ ФЕНОЛАМИ

M. YA. SHKOLNIK, YU. S. SMIRNOV, D. I. STOM. TERATOLOGICAL CHANGES IN PLANTS INDUCED BY PHENOLS

Показано, что под влиянием фенолов — гидрохинона, пирокатехина, резорцина и *n*-бензохинона — происходит индуцирование тератологических изменений у подсолнечника. Полученные данные и имеющиеся в литературе сведения о способности фенолов приводить к нарушениям макромолекулярной структуры ДНК и клеточного деления рассматриваются как доказательства выдвинутой М. Я. Школьником (1974) гипотезы, согласно которой тератологические изменения у бордефицитных растений вызываются накоплением фенолов. Сделано заключение о том, что с помощью этой гипотезы можно объяснить причину сходного формативного действия многих тератогенных агентов, так как они одинаковым способом ведут к усилению пентозофосфатного пути окисления сахаров, что влечет за собой накопление фенолов.

Уже давно известно, что воздействие ряда внешних факторов вызывает появление тератологических изменений. Большой интерес представляют разнообразные тератологические изменения, обнаруженные у растений биогеохимических провинций с избытком в почве некоторых микроэлементов: никеля, хрома, кобальта, цинка, свинца, бора и др. (Сторожева, 1954; Малашкина, 1960; Швыряева, Малашкина, 1960; Петрунина, 1965; Захаров, Захарова, 1970, и др.). Тератологические изменения наблюдаются также у растений, произрастающих на почвах с недостатком микроэлементов: бора, цинка, меди и молибдена (Школьник, Макарова, 1957; Bergmann, 1976).

Среди терат, появляющихся под влиянием недостатка или избытка микроэлементов, встречаются махровость цветков, различного рода фасциации, пролификации, т. е. такие аномалии, которые, согласно Ал. А. Федорову (1958), должны быть приняты во внимание при изучении изменчивости растений и которые имеют то или иное формообразовательное значение.

В условиях искусственно созданной борной недостаточности обнаружены ярко выраженные тератологические изменения у растений подсолнечника и томатов (Школьник, Маевская, 1960; Школьник и др., 1964).

Несмотря на большой интерес, который представляет изучение механизмов, лежащих в основе появления таких тератологических изменений, специальные экспериментальные работы по изучению их физиологических причин не проводились на протяжении длительного времени ни у нас, ни за рубежом. После того как стало известно, что аналоги оснований нуклеиновых кислот (2-тиоурацил и 8-азагуанин) и аналоги аминокислот, ведущие к синтезу модифицированных нуклеиновых кислот и белков, могут вызывать тератологические изменения у растений (Hotta, Osawa, 1958; Hotta et al., 1959; Heslop-Harrison, 1962), и когда М. Я. Школьнику, Е. А. Троицкой и А. Н. Маевской (1965) удалось воспроизвести с помощью аналога азотистых оснований нуклеиновых

кислот — 8-азагуанина — в присутствии бора формативные изменения, характерные для растений, выращенных при борной недостаточности, одним из нас (Школьник, 1966) была высказана гипотеза, согласно которой физиологической причиной тератологических изменений у растений является синтез модифицированных белков.

Аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот (8-азагуанин, 2-тиоурацил и др.) являются искусственно синтезируемыми соединениями и в растениях не встречаются. Необходимо было найти существующие в растениях биохимические механизмы, которые, так же как и аналоги оснований нуклеиновых кислот и аналоги аминокислот, приводят под воздействием определенных факторов среды к синтезу модифицированных белков и в связи с этим к тератологическим изменениям.

Сопоставляя ряд литературных данных, М. Я. Школьник с сотрудниками (Школьник и др., 1965; Школьник, 1966) высказал предположение, что одним из таких механизмов в растении может быть высокая активность рибонуклеазы, обнаруженная при борном дефиците (Школьник и др., 1964; Sherstnev, Rasumova, 1965).

Это подтверждалось и тем, что рибонуклеаза вызывает не только распад нуклеиновых кислот и нарушение их синтеза, но и распад полисом, нарушение структуры ДНК и РНК, изменение нуклеотидного состава РНК, что приводит к синтезу модифицированных нуклеиновых кислот и белка. Она способствует также нарушению деления клеток. Позже в ряде работ, в том числе и наших, выявилось, что воздействие ряда тератогенных агентов на растения (высокие концентрации ИУК, гиббереллины, гидразид малеиновой кислоты, 2,4-Д, недостаток цинка, высокие концентрации азота, никеля, хрома, кобальта, бора, высокие дозы рентгеновских лучей, 8-азагуанин) приводит к повышению активности рибонуклеазы (Kessler, Engelberg, 1962; Bagi, Farkas, 1967; Федоров и др., 1969; Школьник, Смирнов, 1970; Смирнов, 1971; Смирнов и др., 1971, и др.).

Решающую роль в построении рабочей гипотезы, которая могла быть положена в основу поисков механизмов тератологических изменений у растений, сыграли данные морфологии и цитологии растений. В литературе имелись многочисленные доказательства того, что многообразные тератологические изменения у растений являются результатом нарушения ритмики митозов в соответствующих меристематических тканях, сопровождающих заложение и развитие органов. Это было хорошо обосновано М. Ф. Даниловой (1961) в отношении фасциаций. Вместе с тем ряд факторов, ведущих к тератологическим изменениям (борная недостаточность, колхицин, высокие дозы ИУК и ГМК, аналоги оснований нуклеиновых кислот, 2,4-Д и др.), вызывает нарушение деления клеток.

Необходимо было объяснить, почему факторы, ведущие к тератологическим изменениям, вызывают повышение активности рибонуклеазы.

М. Я. Школьник (1970) высказал предположение, что высокая активность рибонуклеазы, наблюдающаяся при борной недостаточности и в присутствии других тератогенных агентов, зависит от нарушений в мембранном аппарате, в результате которых рибонуклеаза переходит из латентного состояния в свободное — активное. Ранее такие же соображения были высказаны в отношении причин повышения активности рибонуклеазы под влиянием засухи (Kessler, Monselise, 1959) и засоления (Строгонов и др., 1970). В работе Кесслера и Монселизе установлено, что при засухе происходят разрушение липопротеидной структуры и высвобождение рибонуклеазы. Нам известны данные о разрушении мембран под влиянием такого тератогенного агента, как высокие концентрации ртути (Verity, Reith, 1967).

На основании вышесказанного можно было полагать, что высокая активность рибонуклеазы не является первопричиной появления тератологических изменений, а ею являются какие-то продукты ненормального обмена веществ, которые ведут к нарушениям в мембранном аппа-

рате и в результате этого к активации рибонуклеазы. Также можно было допустить, что эти продукты сами по себе вызывают нарушения в характере синтезируемых белков. Каковы же эти продукты?

Одним из нас (Школьник, 1974) было высказано предположение, что ими являются фенолы. Это основывалось на том, что при недостатке бора, являющегося сильным тератогенным агентом для двудольных растений, происходит накопление фенолов (Lee, Aronoff, 1967; Троицкая и др., 1971; Школьник, Абышева, 1975, и др.). Фенолы, видимо, являются продуктами, которые через нарушения в мембранном аппарате и благодаря этому через активацию рибонуклеазы приводят к синтезу необычных для данного вида модифицированных белков или сами по себе способны влиять на характер синтезируемых белков. То, что фенолы способствуют нарушениям в мембранном аппарате, подтверждает работа Е. Н. Музафарова (1974), который обнаружил влияние флавоноидов на структурные изменения изолированных хлоропластов. Известно, что они отличаются наиболее сложной системой мембран. В последние годы появились данные (Glass, 1973; Glass, Dunlop, 1974) о нарушении мембранного потенциала и проницаемости мембран под влиянием фенолов. В работе Гласса и Дюнлопа показано, что уже через несколько секунд после обработки клеток салициловой кислотой их мембранный потенциал падает практически до нуля. Бензойная и коричная кислоты также ведут к сильному снижению мембранного потенциала. Авторами делается вывод о влиянии фенолов на проницаемость мембран для ионов. Считается, что взаимодействие фенолов с белками клеточных мембран определяет их влияние на клеточную проницаемость (Барабой, 1976). Танада (Tanada, 1974) показал, что бор действует на структуру мембран и, возможно, на их компоненты, связанные с фитохромзависимыми изменениями потенциалов.

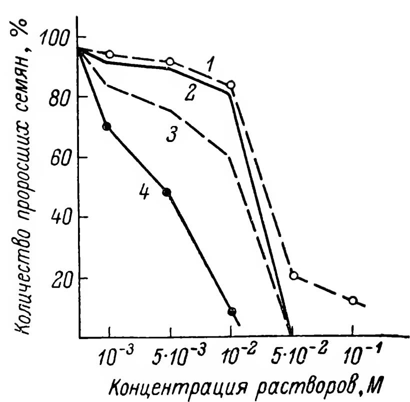
Накопление фенолов при борной недостаточности связано с усилением пентозофосфатного пути окисления сахаров (Lee, Aronoff, 1967; Школьник, Ильинская, 1975). Имеются сведения, что не только борная недостаточность, но и другие тератогенные агенты — недостаток цинка (Парибок, Деменко, 1975), 2,4-Д (Ламан, 1975), высокие концентрации фтора (Jonescu, Moscalu, 1973), засоление (Строгонов и др., 1970) — ведут к усилению пентозофосфатного пути окисления сахаров и, следовательно, к накоплению фенолов. Усиление пентозофосфатного пути окисления сахаров в настоящее время рассматривается как защитная реакция растительного организма по отношению к экстремальным условиям.

Если бы подтвердилась гипотеза о роли фенолов в возникновении тератологических изменений, то стала бы понятной причина появления сходных тератологических изменений под действием многих факторов. Это можно было бы объяснить наличием универсального механизма, ведущего к накоплению продуктов ненормального обмена веществ — фенолов, под действием экстремальных условий. Таким механизмом можно было бы считать усиление пентозофосфатного пути окисления сахаров.

Главным основанием для предположения, что накопление фенолов является первопричиной тератологических изменений, следует считать их способность вызывать серьезные нарушения в биосинтезе нуклеиновых кислот (Горбачева и др., 1968; Кораблева и др., 1971; Джохадзе, Папелишвили, 1976), нарушения в макромолекулярной структуре ДНК (Казакова, Чеботарь, 1969) и в делении клеток (Франкфурт и др., 1963; Афанасьев и др., 1963; Amor, Ali, 1969). Эти изменения являются основой появления тератологических изменений.

Фенолы и хиноны способны вести к нарушениям в хромосомном аппарате клетки — увеличению количества хромосомных аберраций (Липчина и др., 1960; Афанасьев и др., 1963; Крогулевич, Стом, 1969). Появление хромосомных аберраций характерно для действия многих тератогенных агентов (высокие концентрации бора, высокие температуры, 2,4-Д, ГМК и др.).

Рис. 1. Влияние полифенольных соединений на прорастание семян *Helianthus annuus* L.
1 — резорцин, 2 — гидрохинон, 3 — пирокатехин, 4 — *п*-бензохинон.



С целью проверки гипотезы о возможной роли фенолов в появлении тератологических изменений были проведены специальные опыты в условиях водных культур. Из фенольных веществ в опыт были взяты следующие: гидрохинон, пирокатехин, резорцин, а из хинонов — *п*-бензохинон. Методика опытов следующая: семена подсолнечника намачивали в течение 6 час. в растворах гидрохинона, пирокатехина, резорцина и *п*-бензохинона с концентрацией 10^{-2} М. Повторно воздействовали полифенолами уже на 7-дневные проростки путем их перенесения на 5 час. с питательного раствора Кнопа на растворы вышеуказанных соединений с концентрацией 10^{-3} М. Биомассу измеряли у 32-дневных (со дня намачивания семян) растений.

В опытах с намачиванием семян в растворах полифенольных соединений было обнаружено, что все фенолы в высоких концентрациях оказывали ингибирующее действие на прорастание семян (рис. 1). Наибольшим ингибирующим действием среди этих соединений обладал пирокатехин. По сравнению с фенолами еще более токсичным был *п*-бензохинон. Все фенолы, за исключением резорцина, и особенно *п*-бензохинон оказали ингибирующее действие на рост надземных органов (рис. 2) и корней (табл. 1), что сказалось отрицательно на вегетативной массе растений (табл. 2).

Все фенолы и *п*-бензохинон индуцировали тератологические изменения у большого числа растений (табл. 3). Формативный эффект этих соединений увеличивался с повышением их концентрации.

Формативные изменения, индуцируемые всеми указанными соединениями, были сходными как в вариантах с одним только намачиванием семян, так и в том случае, когда намачивание семян сочеталось с 5-часовым воздействием этих соединений на 7-дневные проростки.

Получены следующие характерные тератологические изменения у растений подсолнечника: асимметричность, ланцетовидность и деформация листовых пластинок (рис. 3, *а*), срастание, рассеченность листовых пластинок и появление двух листовых пластинок на одном черешке (рис. 3, *б*); нарушение филлотаксиса — очередное (рис. 4, *а*) и мутовчатое (из трех и четырех листьев — рис. 4, *б*, *в*) листорасположение вместо супротивного. У одного растения в варианте с гидрохиноном наблюдались сраста-

ТАБЛИЦА 1

Длина корней 4-дневных проростков в зависимости от обработки семян полифенолами (среднее из 50 измерений) при концентрации растворов 10^{-2} М

Вариант	Длина, см
Контроль	3.6
Гидрохинон	2.5
Пирокатехин	3.1
Резорцин	4.7
п-бензохинон	0.9

ТАБЛИЦА 2

Вес вегетативной массы подсолнечника в зависимости от воздействия полифенольными соединениями

Вариант	Вес одного растения, г (среднее из 10 повторностей)		
	надземная масса	корни	общая масса
Контроль	16.23	3.86	20.09
Гидрохинон	13.57	2.96	16.53
Пирокатехин	9.96	2.43	12.39
Резорцин	19.72	4.59	24.31
п-бензохинон	7.84	2.14	9.98

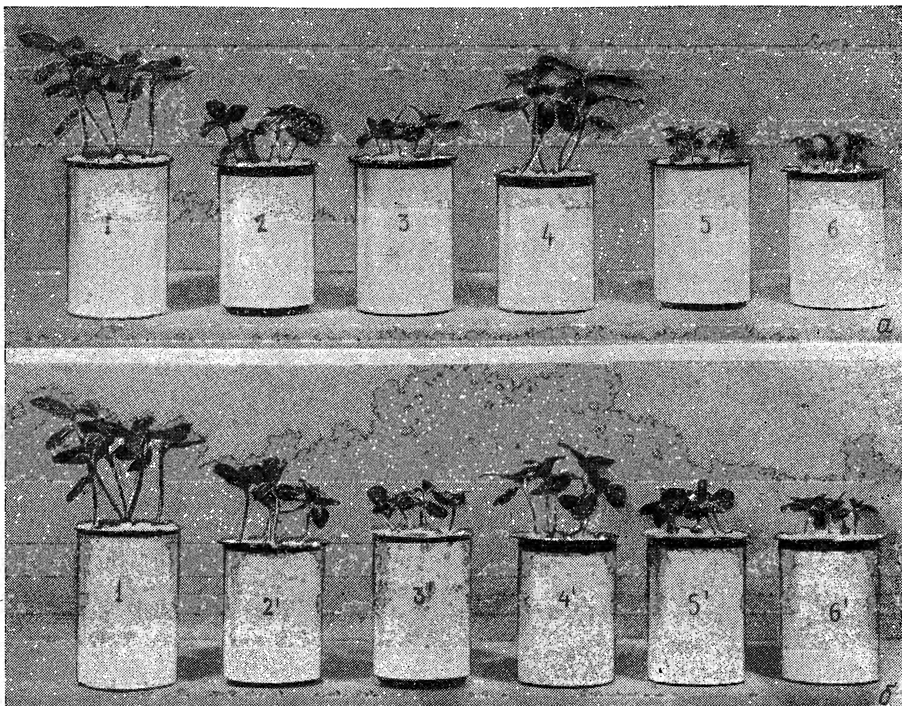


Рис. 2. Влияние полифенольных соединений на рост *H. annuus.*

1 (*а*, *б*) — контрольные растения; *а* — общий вид растений, обработанных растворами (10^{-2} М) гидрохинона (*2*), пирокатехина (*3*), резорцина (*4*), *n*-бензохинона (*5*, *6*); *б* (*2*—*6*) — то же, что и на *а*; концентрация растворов 10^{-3} М.

ние двух семядолей и появление вместо одной из них настоящего листа (рис. 5).

В опыте с намачиванием семян в растворах *n*-бензохинона (10^{-2} М) (рис. 6, *а*) и в опыте с намачиванием семян в *n*-бензохиноне с последующим перенесением проростков на раствор этого же соединения (рис. 6, *б*) получены тератологические изменения семядолей. Следует отметить широкий спектр нарушений филлотаксиса под влиянием фенолов, схематично представленный нами на рис. 7.

Имеющиеся в литературе факты о накоплении фенолов в растениях под действием некоторых тератогенных агентов (недостаток бора, 2,4-Д) и приведенные данные о влиянии фенолов на появление тератологических изменений, сходных с теми, которые наблюдаются под влиянием недостатка бора и 2,4-Д, позволяют нам считать, что первопричиной тератологических изменений у растений, возникающих под действием тератогенных агентов (недостаток бора, недостаток цинка, 2,4-Д, засоление, высокие концен-

ТАБЛИЦА 3

Число тератоморфных растений, возникающих под влиянием полифенолов

Вариант	Концентрация растворов, М	Число аномальных растений, %	Вариант	Концентрация растворов, %	Число аномальных растений, %
Контроль	—	—	Резорцин	10^{-2}	30.0
Гидрохинон	10^{-2}	30.0		10^{-3}	22.2
	10^{-3}	10.0	*n*-бензохинон *	10^{-2}	44.5
Пирокатехин	10^{-2}	30.0		10^{-3}	22.2
	10^{-3}	11.1			

* Приведено число тератоморфных растений без учета тератологических изменений семядолей.

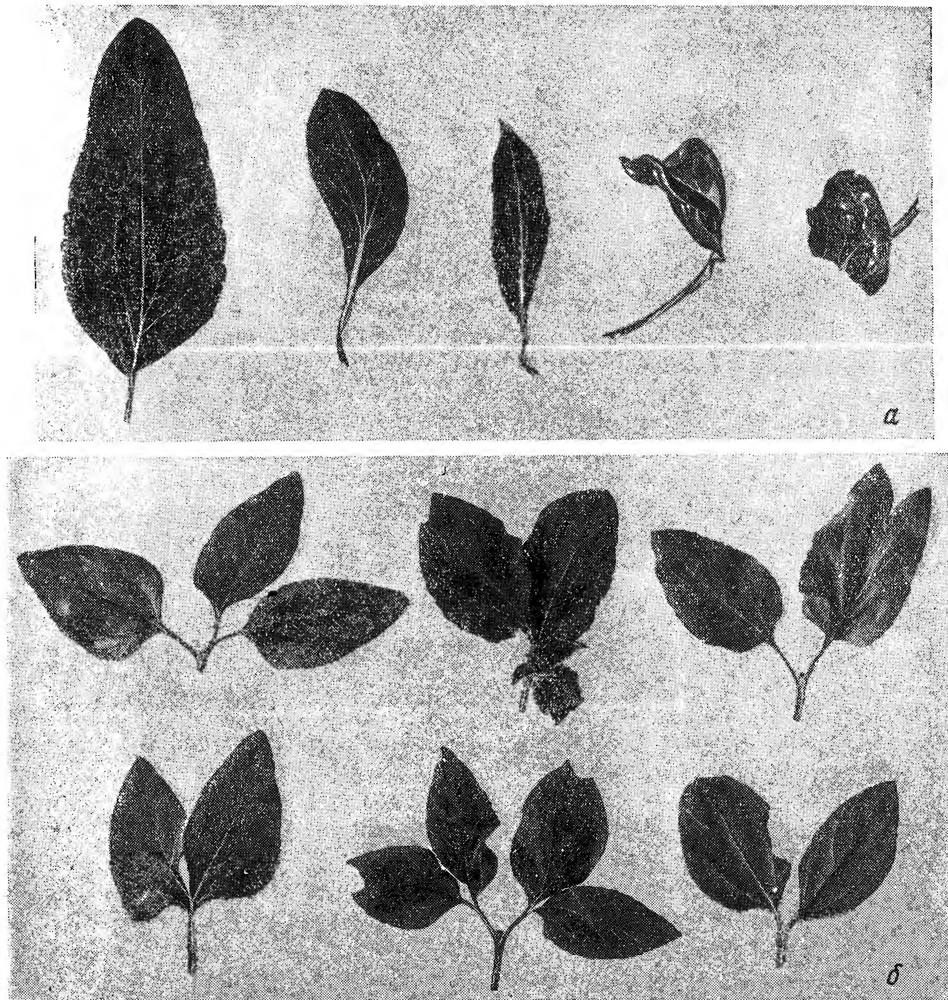


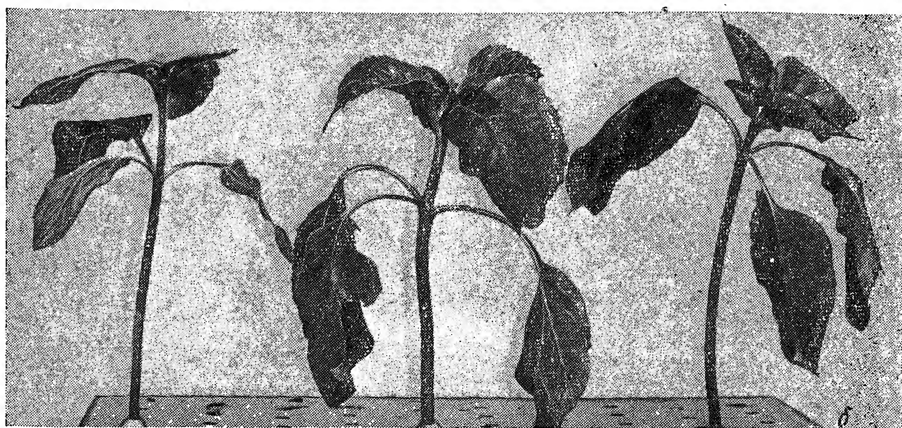
Рис. 3. Формативные изменения листовой пластинки у растений *H. annuus*, индуцируемые полифенолами.

трации фтора), ведущих к усилению пентозофосфатного пути окисления сахаров, являются фенолы.

В отношении 2,4-Д это подтверждается недавно появившейся работой Н. А. Ламана (1975). Им было показано, что под действием 2,4-Д в точках роста и листьях люпина желтого происходят повышение содержания характерных для данного растения изофлавонов и появление новых, а также свободных (метилендиоксиоробол-7-глюкозид и гинестеин-7-глюкозид) форм этих соединений. По мнению автора, это является одним из путей, посредством которых осуществляется ингибирующее действие 2,4-Д.

Можно предполагать, что существующая общая ответная реакция организма на экстремальные внешние условия — усиление пентозофосфатного пути окисления сахаров и накопление в связи с этим фенолов — должна наблюдаться и под влиянием других, кроме перечисленных, тератогенных агентов. Косвенным доказательством этого являются полученные в работе Ю. С. Смирнова и Т. А. Крупниковой (1978) данные о снижении активности ИУК-оксидазы под влиянием высоких концентраций никеля, указывающие на накопление фенольных ингибиторов ауксиноксидазы, отражающем, как в случае с борной недостаточностью, общее увеличение содержания фенолов в растениях.





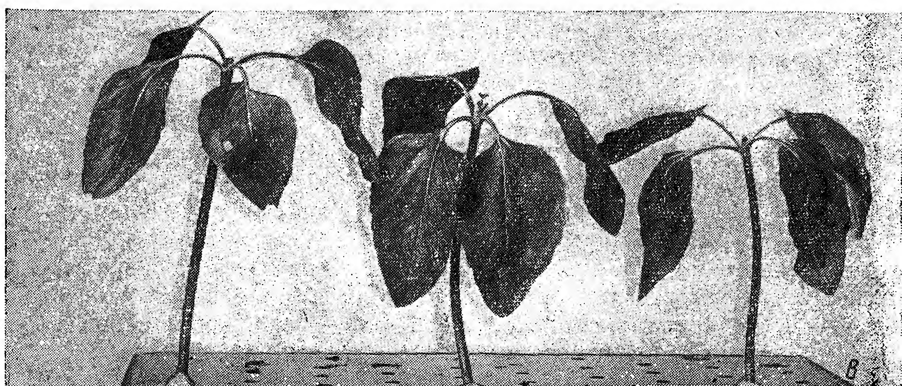


Рис. 4. Нарушения листорасположения у *H. annuus*, индуцируемые полифенольными соединениями.

Итак, мы пришли к заключению, что накопление фенолов является первопричиной появления тератологических изменений под действием тератогенных агентов. Это тот механизм в растениях, который, так же как аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот, приводит к синтезу модифицированных белков и к нарушениям в ритмике деления клеток, ведущих к появлению тератологических изменений.

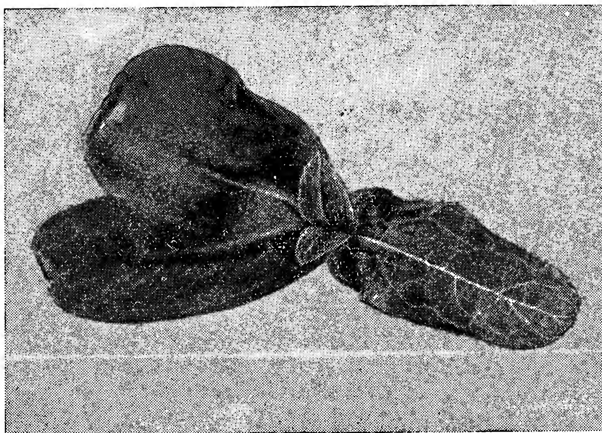


Рис. 5. Формативный эффект полифенольных соединений: срастание семядолей и появление на месте одной из них настоящего листа.

Хотя чаще всего тератологические изменения, вызванные разными тератогенными агентами, являются сходными, могут наблюдаться и определенные различия в характере появляющихся терат, что может зависеть от качественного состава накапливающихся фенолов и от их концентрации. Это иллюстрируется следующим примером. Все обнаруженные в нашем опыте под влиянием фенолов — гидрохинона, пирокатехина, резорцина и хинона — тераты наблюдались и под влиянием борной недостаточности, однако при действии последней значительно сильнее были выражены рассеченность, асимметричность и фасциации листовых пластинок, имели место редукция или полная потеря листовой пластинки при сохранении средней жилки.

В заключение следует сказать, что полученные в настоящей работе данные открывают новые возможности в изучении физиологических причин тератологических изменений у растений и показывают большую перспективность изучения действия тератогенных агентов на фенольный обмен в растениях. Как видно из приведенного материала, тератологические изменения возникают как под влиянием фенолов, так и под действием хинонов. Данные, показывающие, что однодольные растения, очень мало подверженные тератологическим изменениям под влиянием борной недостаточности и не обнаруживающие в отличие от двудольных повышения содержания агликонов, судя по данным об активности β-глюкозидазы (Маевская и др., 1975), указывают, возможно, на большое значение флавоноидных агликонов в индукции тератологических изменений. Вместе с тем большая подверженность агликонов окислению полифенолоксидазой говорит о том, что у растений тератологические изменения вызываются преимущественно окисленными фенолами—хинонами. Вероятность этого подкрепляется наличием косвенных данных о накоплении хинонов в бордефицитных растениях, а также тем, что фенолы вызывают нарушения в мембранах, ведущие к переходу ферментов (в том числе полифенолоксидазы) в свободное состояние. Это также подтверждается данными некоторых работ (Sizer, 1953; Mathan, 1965), в которых показано, что тератоморфные растения отличаются высокой активностью полифенолоксидазы и пероксидазы.

В литературе есть сведения о том, что ингибиторный эффект фенолов связан с продуктами их окисления (Стом, Калабина, 1973). Имеются также данные о хинонах как промежуточных продуктах окисления фенольных ингибиторов роста. В работе Ле Тхи Муой и др. (1974) испытание диоксибензолов и соответствующих бензохинонов на ряде биотестов (рост отрезков колеоптилей пшеницы, укоренение черенков фасоли и прорастание

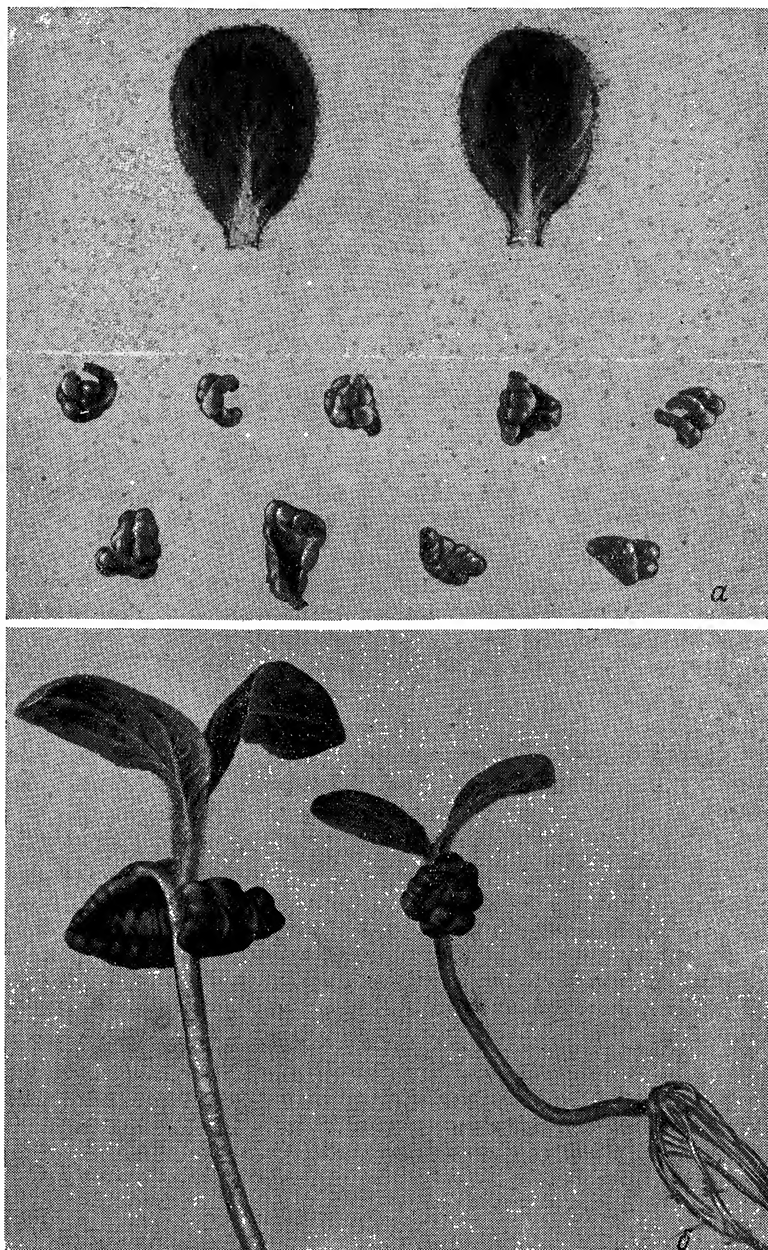


Рис. 6. Изменения семядолей *H. annuus* под влиянием *n*-бензохинона.

а: *верхний ряд* — семядоли контрольных растений; *второй* и *третий ряды* — семядоли опытных растений.
б — действие намачивания семян в растворе *n*-бензохинона (10^{-2} М) с последующим перенесением проростков на раствор *n*-бензохинона.

семян салата) показало, что последние значительно сильнее тормозят ростовые процессы, чем исходные фенолы.

Приведенные данные подтверждают выдвинутую одним из нас (Школьник, 1974) гипотезу, согласно которой тератологические изменения у бордефицитных растений вызываются накоплением фенольных соединений.

Полученные нами материалы подтверждают предположение о том, что одной из причин проявления повышенной агрессивности фенольных соединений при экстремальных условиях является окисление фенолов,

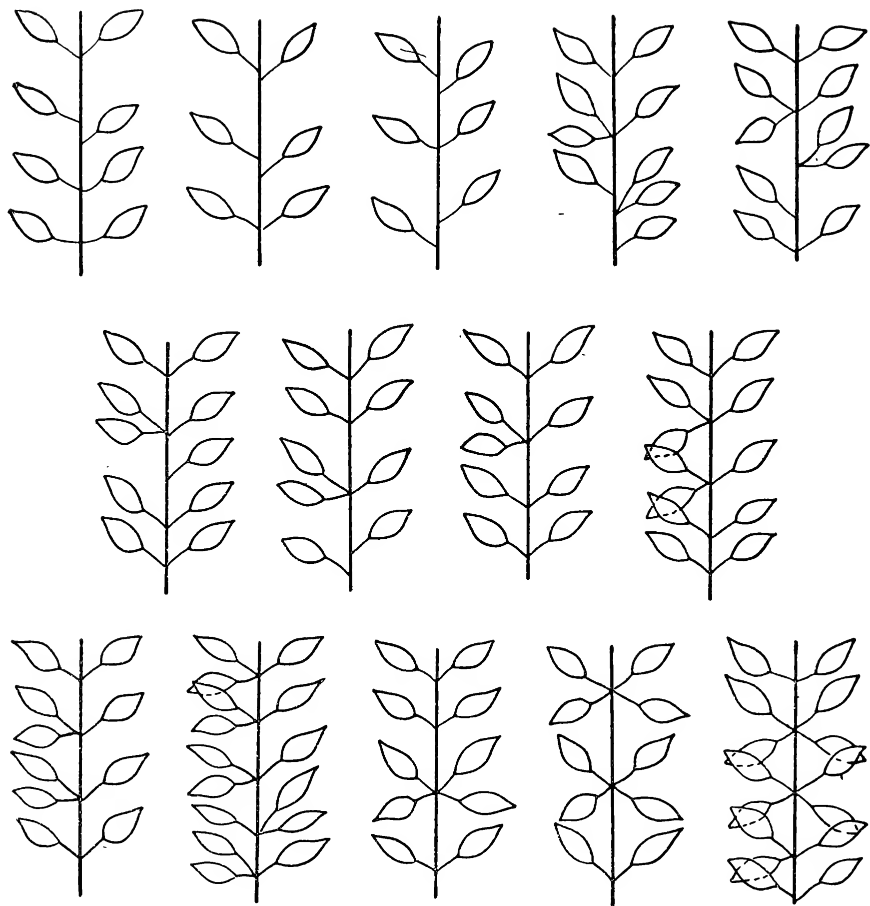


Рис. 7. Спектр нарушений филлотаксиса у *H. annuus*, обусловленный воздействием фенолами.

вышедших из вакуоли в цитоплазму, из-за нарушений барьерных свойств тонопласта (Стом, Калабина, 1973), где происходит их взаимодействие с сосредоточенной в цитоплазме полифенолоксидазой.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Х. А. (1971). Влияние борной недостаточности на содержание фосфолипидов и ультраструктуру клетки. Автореф. канд. дисс., Л.— Афанасьев Г. Г., Л. П. Липчина, И. И. Пелевина. (1963). Сенсибилизация опухолевых клеток к действию ионизирующего излучения ингибиторами радикальных реакций. ДАН СССР, 148, 5.— Барабой В. А. (1976). Фенольные соединения ряда пирокатехина, гидрохинона и пирогаллола (механизмы действия на животный организм). Тез. III Всес. симпоз. по фенольным соединениям. Тбилиси.— Горбачева Л. Б., Г. В. Кукушкина, О. Е. Петрова. (1968). Торможение роста опухоли и биосинтеза РНК при введении фенольных соединений. В кн.: Фенольные соединения и их биологическая функция. М.— Данилова М. Ф. (1961). О природе фасциации у растений. Бот. ж., 46, 10.— Джохадзе Д. И.. Р. К. Папелишвили. (1976). Влияние простых фенолов на транспирацию. Тез. III Всес. симпоз. по фенольным соединениям. Тбилиси.— Захаров Е. П., Г. П. Захарова. (1970). О геохимической эволюции и тератологии растений, произрастающих на кобальтовых и кобальто-медных месторождениях Центральной Тувы. В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Л.— Казакова Т. Б., Н. А. Чеботарь. (1969). Изменение молекулярной структуры ДНК под влиянием тератогенного агента. Биохимия, 34, 6.— Кораблева Н. П., Э. П. Ладыженская, Э. В. Морозова, Л. В. Метлицкий. (1971). Действие ингибиторов роста фенольной природы и гибберелловой кислоты на биосинтез нуклеиновых кислот в меристемах клубней картофеля. ДАН СССР, 200, 3.— Крогулевич Р. Е., Д. С. Стом. (1969). О действии хиноидных и фенольных аналогов радиотоксинов на хромосомный аппарат. Радиобиология,

9, 6.— Л а м а н Н. А. (1975). Влияние 2,4-Д на качественный состав флавоноидов люпина желтого. В кн.: Механизм действия гербицидов и синтетических регуляторов роста растений и их судьба в биосфере. Матер. X Междунар. симпоз. стран — членов СЭВ. Пущино. 1.— Ле Тхи М у о й, Д. И. С т о м, В. И. К е ф е л и, Р. Х. Т у р е ц к а я С. С. Т и м о ф е е в а, П. В. В л а с о в. (1974). Хиноны как промежуточные продукты окисления некоторых фенольных ингибиторов роста. Физиол. раст., 21, 1.— Л и п ч и н а Л. П., О. К. Ш и я т а я, Г. Г. А ф а н а с ь е в, Н. М. Э м а н у э л ь. (1960). Подавление митотической активности раковых клеток человека в культуре тканей при воздействии ингибиторов свободно-радикальных реакций. ДАН СССР, 131, 3.— М а е в с к а я А. Н.. Е. А. Т р о и ц к а я. Г. А. Т э м п, Е. Н. А н д р е е в а. (1975). Активность β-глюкозидазы у растений с различной потребностью в боре. Физиол. раст., 22, 3.— М а л а ш к и н а Н. С. (1960). Об измененной форме мака крупнокоробочного в районе биогеохимической провинции, обогащенной свинцом и цинком. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 11.— М у з а ф а р о в Е. Н. (1974). О влиянии флавоноидов из гороха на структурные изменения изолированных хлоропластов. В кн.: Фотосинтез. Проблемы и методы. Пущино.— П а р и б о к Т. А., С. В. Д е м е н к о. (1975). Влияние недостатка цинка на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у растений. В кн.: Биологическая роль и практическое применение микроэлементов. Рига, 1.— П е т р у н и н а Н. С. (1965). Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами. Автореф. канд. дисс., М.— П е т р у н и н а Н. С. (1970). Химическая и морфологическая изменчивость растений при повышенном содержании меди в среде. В кн.: Биологическая роль меди. М.— С м и р н о в Ю. С. (1971). О некоторых физиологических причинах тератологических изменений у растений. Автореф. канд. дисс. Л.— С м и р н о в Ю. С., Т. А. К р у п н и к о в а. (1978). Влияние тератогенных концентраций никеля на содержание ИУК и активность ИУК-оксидазы в растениях *Helianthus annuus* L. Бот. ж., 63, 5.— С м и р н о в Ю. С., Ал. А. Ф е д о р о в, М. Я. Ш к о л ь н и к. (1971). Тератологические изменения у растений, вызванные большими дозами стимуляторов роста и гербицидов и их биохимические механизмы. Бот. ж., 56, 5.— С т о м Д. И., А. В. К а л а б и н а. (1973). О механизме торможения роста растений некоторыми фенолами. В кн.: Фенольные соединения и их физиологические свойства. Алма-Ата.— С т о р о ж е в а М. М. (1954). Тератологические явления у анемоны *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях никелевого рудного поля. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 10.— С т р о г о н о в Б. П., В. В. К а б а н о в, Н. И. Ш е в я к о в а, Л. П. Л а п и н а, Е. П. К о м и з е р к о, Б. А. П о п о в, Р. Х. Д о с т а н о в а, Л. С. П р и х о д ь к о. (1970). Структура и функция клеток растений при засолении.— Т р о и ц к а я Е. А., Л. И. Д р а н и к, М. Я. Ш к о л ь н и к. (1971). Фенольный состав листьев подсолнечника при недостатке бора. Физиол. раст., 18, 2.— Ф е д о р о в Ал. А. (1958). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования. В кн.: Проблема вида в ботанике. М.—Л., 1.— Ф е д о р о в Ал. А., М. Я. Ш к о л ь н и к, Н. П. В а с и л ь е в, Ю. С. С м и р н о в. (1969). Влияние избытка азота на появление морфологических изменений у декоративных растений и о возможных причинах этого явления. Бот. ж., 54, 12.— Ф р а н к ф у р т О. Ф., Л. П. Л и п ч и н а, Н. М. Э м а н у э л ь. (1963). Действие ингибиторов антиоксидантов (фенолов) на жизненный цикл клеток асцитной карциномы Эрлиха. ДАН СССР, 153 3.— Ш в ы р я е в а А. М., Н. С. М а л а ш к и н а. (1960). Морфологические изменения и заболевания растений в борной биогеохимической провинции. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 11.— Ш к о л ь н и к М. Я. (1966). Морфологическая изменчивость, нуклеиновые кислоты и белковый синтез. Бот. ж., 51, 12.— Ш к о л ь н и к М. Я. (1970). Физиологическая роль бора у растений в свете новейших данных. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л.— Ш к о л ь н и к М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора у растений. Физиол. раст., 21, 1.— Ш к о л ь н и к М. Я., Л. Н. А б ы ш е в а. (1975). Влияние борной недостаточности на содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида и других флавоноидов у томатов. Физиол. и биохим. культурн. раст., 7, 3.— Ш к о л ь н и к М. Я., Н. Л. И л ь и н с к а я. (1975). Влияние борной недостаточности на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у различающихся по степени потребности в боре растений. Физиол. раст., 22, 4.— Ш к о л ь н и к М. Я., А. Н. М а е в с к а я. (1960). Морфологическая изменчивость растений под влиянием борной недостаточности. Бот. ж., 45, 6.— Ш к о л ь н и к М. Я., А. Н. М а е в с к а я, В. П. Б о ж е н к о, Х. А. А л е к с е е в а. (1964). Морфологическая изменчивость растений, вызванная борной недостаточностью. Бот. ж., 49, 11.— Ш к о л ь н и к М. Я., Н. А. М а к а р о в а. (1957). Микроэлементы в сельском хозяйстве.— Ш к о л ь н и к М. Я. Ю. С. С м и р н о в. (1970). О причинах сходного действия на морфологическую изменчивость борной недостаточности и 8-азагуанина. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л.— Ш к о л ь н и к М. Я., Е. А. Т р о и ц к а я, А. Н. М а е в с к а я. (1965). О воспроизведении с помощью 8-азагуанина морфологических изменений, характерных для борной недостаточности. Физиол. раст., 12, 5.— A m o r S. M., E. M. A l i. (1969). Cytological effects of pesticides. IV. Mitotic effects of some phenols. Cytologia, 34, 4.— B a g i G., G. L. F a r k a s. (1967). On the nature of increase in ribonuclease activity in mechanically damaged tobacco leaf tissues. Phytoch., 6, 2.— B e r g m a n n W. (1976). Pflanzendiagnose (heraus. von W. Bergmann und P. Neubert). Jena, 11—395.— G l a s s A. D. M. (1973). Influence of phenolic acids on ion uptake. I. Inhibition of phosphate uptake. Plant Physiol., 51, 6.— G l a s s A. D. M., J. D u n l o p. (1974). Influence of phenolic acids on ion uptake. IV.

Depolarization of membrane potentials. Plant Physiol., 54, 6.— H e s l o p - H a r r i s o n J. (1962). Effect of 2-tiouracil on cell differentiation and leaf morphogenesis in *Cannabis sativa.* Ann. Bot., 26, 103.— H o t t a J., S. O s a w a. (1958). Control of differentiation in the fern gametophyte by amino analogues and 8-azaguanine. Exp. Cell Res., 15, 1.— H o t t a J., S. O s a w a, T. S a k a k i. (1959). Ribonucleic acid differentiation of the gametophyte of a polypodiaceous fern. Developm. Biol., 1.— J o n e s c u A., T. M o s c a l u. (1973). Potentiallul de productie plantelor in zonele cu Atmosphera imparificata. Probl. agr. (RSR), 5, 27—35.— K e s s l e r B., N. E n g e l b e r g. (1962). Ribonuclease acid and ribonuclease activity in development leaves. Biochim. Biophys. Acta, 55, 1—2.— K e s s l e r B., S. P. M o n s e l i s e. (1959). Studies on ribonuclease, ribonucleic acid and protein synthesis in healthy and zinc-deficient citrus leaves. Physiol. Plant., 12, 1.— L e e S. G., S. A r o n o f f. (1967). Boron in plants: a biochemical role. Science, 158, 3802.— M a t h a n D. C. (1965). Phenibloric acid, a chemical agent stimulating the effect of the *Lanceolate* gene in the tomato. Amer. J. Bot., 52, 2.— S h e r s t n e v E. A., M. V. R a s u m o v a. (1965). The effect of boron deficiency on the ribonuclease activity. Agrochim., 9, 4.— S i z e r L. (1953). Oxidation of proteins by tyrosinase and peroxidase. In: F. F. Nord (ed.). Advances in enzymology. 14. IP, New York, 12—159.— T a n a d a T. (1974). Boron-induced bioelectric field change in mung bean hypocotyl. Plant Physiol., 53, 5.— V e r i t y M. A., A. R e i t h. (1967). Effect of mercurial compounds on structurolinked latency of lysosomal hydrolases. Biochem. J., 105, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 III 1977.

SUMMARY

Phenols — hydroquinone, catechol, resorcin, P-benzoquinone — have been shown to induce teratological alterations in sunflower. The experimental data and information obtained from literature concerning the ability of phenols to cause disturbances of macromolecular structure of DNA and cell division are regarded as confirmations of the hypothesis proposed by M. Ya. Shkolnik, according to which the teratological changes in boron-deficit plants are the result of accumulation of phenols. The conclusion is made, that using this hypothesis the cause of similar formational action of many teratogenic agents can be explained: they all similarly lead to an increase of pentosophosphate way of sugar oxidation, which results in accumulation of phenols.

УДК 58.04 : 546.74 : 547.757

Ю. С. Смирнов, Т. А. Крупникова

ВЛИЯНИЕ ТЕРАТОГЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ НИКЕЛЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ИНДОЛИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ И АКТИВНОСТЬ ИУК-ОКСИДАЗЫ В РАСТЕНИЯХ *HELIANTHUS ANNUUS* L. (*COMPOSITAE*)

YU. S. SMIRNOV, T. A. KRUPNIKOVA. EFFECT OF TERATOGENIC CONCENTRATIONS OF NICKEL ON THE CONTENT OF INDOLYLACETIC ACID AND THE ACTIVITY OF IAA-OXIDASE IN PLANTS OF *HELIANTHUS ANNUUS* L. (*COMPOSITAE*)

Изучалось влияние тератогенных концентраций никеля на некоторые стороны ауксинового обмена у подсолнечника. Высокие дозы никеля вызывали снижение активности ИУК-оксидазы и уровня свободной ИУК в верхушечных листьях растений. Содержание связанной с белками формы ИУК под влиянием никеля значительно увеличивалось. Обсуждается механизм формативного действия высоких концентраций никеля на растительный организм.

Одним из наиболее ярких примеров приуроченности растений к определенным геохимическим факторам среды является серпентинитовая растительность, произрастающая на ультраосновных породах и продуктах их выветривания — серпентинитах, отличающихся высоким содержанием тяжелых металлов — никеля, хрома и кобальта.

Токсическое действие никеля и появление тератологических изменений у растений под влиянием естественного обогащения почв ряда биогеохимических провинций этим элементом отмечено многими исследователями (Малюга, 1950, 1963; Vergnano, Hunter, 1953; Сторожева, 1954; Lisanti, 1958; Vergnano, 1958; Fuente, 1961; Петрунина, 1965; Anderson et al., 1973; Грибовская и др., 1975). Тератологические изменения у растений, вызванные избытком никеля в условиях эксперимента, описаны рядом исследователей (Vergnano, Hunter, 1953; Школьник, Смирнов, 1970; Прилуцкий и др., 1975; Foroughi et al., 1976).

С целью выяснения возможных физиологических причин формативных изменений у растений, индуцируемых высокими концентрациями никеля, одним из нас совместно с М. Я. Школьником был проведен ряд исследований (Школьник, Смирнов, 1970; Смирнов и др., 1972). Было показано, что избыток никеля вызывал изменения в структуре и химической организации надмолекулярных образований биополимеров, в частности дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП) и рибонуклеопротеидов (РНП), ведущих к нарушению реализации генетического кода. «Никелевый стресс» оказывал влияние на активность рибонуклеазы — фермента, регулирующего уровень РНК. Было также установлено, что гипердозы никеля приводят к аномалиям клеточного деления. В другой работе этих исследователей (Школьник, Смирнов, 1975) высказано мнение, что тератологические изменения, вызываемые избытком никеля, могут быть также результатом нарушений в деятельности фитогормонов — ауксинов, цитокининов, и гиббереллинов и ингибиторов роста. Подтверждением этого может служить тот факт, что у растений среди многообразия тератологических изменений, индуцируемых высокими дозами никеля, встречается карликовость, обусловленная укорачиванием междоузлий.

В последнее время возрос интерес к изучению роли микроэлементов в обмене регуляторов роста (Школьник, 1976). В литературе имеются сведения о серьезных, а иногда и необратимых нарушениях в метаболизме одного из основных регуляторов роста — индолилуксусной кислоты (ИУК) — в растениях, выращенных в условиях борного голодания, являющегося тератогенным фактором. Нарушение морфогенеза бордефицитных растений и в конечном счете их гибель связаны, по мнению ряда исследователей (Jaweed, Scott, 1967; Coke, Whittington, 1968; Rajaratnam, Lowry, 1974), с накоплением токсических концентраций ИУК. В наших совместных с М. Я. Школьником работах (Школьник и др., 1964; Смирнов и др., 1977) не было обнаружено накопления ИУК в бордефицитных растениях подсолнечника — недостаток бора, наоборот, приводил к снижению свободной ИУК в ряде растений.

Исходя из того, что избыток никеля индуцирует такие же формативные изменения, что и дефицит бора (Школьник, Смирнов, 1970), было интересно выяснить, как влияет никель на некоторые стороны ауксинового обмена. Необходимость такого исследования вызвана еще и тем, что данных по изучению влияния высоких концентраций микроэлементов на регуляцию роста очень мало, а в отношении никеля они вообще отсутствуют. В последней обстоятельной сводке о роли никеля в росте и метаболизме растений остаются незатронутыми вопросы о связи никеля с регуляторами роста (Mishra, Kar, 1974).

В задачу настоящего исследования входило изучение влияния тератогенных концентраций никеля на уровень ИУК и активность ИУК-оксидазы.

Методика

Контрольные растения выращивали в условиях вегетационного домика по методу водной культуры на питательном растворе Кнопа с бором. Опытные растения выращивали на этом же фоне с добавлением супраоптимальных доз никеля (2.5 мг/л). Растительный материал фиксировали жидким азотом и подвергали лиофилизации на установке КС-30. Свободную ИУК экстрагировали эфиром по общепринятой методике. В связи с использованием больших навесок лиофильного материала нами была применена дополнительная очистка экстракта на колонке с полиамидом в качестве сорбента. Из остатка растительного материала после эфирной экстракции извлекали белки, белковый препарат подвергали щелочному гидролизу и экстрагировали связанную с белками ИУК по методу, разработанному А. И. Меркисом с сотрудниками (1973). Для разделения веществ спиртовые элюаты хроматографировали на бумаге «Ленинградская средняя». В качестве растворителя использовали смесь изопропанол—аммиак—вода (10 : 1 : 1). ИУК идентифицировали по флуоресценции в УФ, Rf, по окрашиванию реактивом Эрлиха, по спектру поглощения в области коротковолновых лучей, а также биологическим методом на колеоптилях пшеницы. Количество свободной и связанной форм ИУК определяли спектрофотометрически на СФ-16 при длине волны 280 нм.

Активность ИУК-оксидазы определяли в шестикратной повторности фотоколориметрически по степени разрушения ИУК и выражали в микрограммах разрушенной ИУК на 100 мг сырого вещества (Гамбург, 1966).

Результаты и обсуждение

Результаты изучения влияния высоких доз никеля на активность ИУК-оксидазы в листьях и корнях подсолнечника представлены на рис. 1 и 2.

Из приведенных данных видно, что активность фермента снижается под влиянием избытка никеля. Обнаружив это, естественно было предположить, что под влиянием избытка никеля в растениях накапливается ауксин.

Прежде чем исследовать влияние высоких доз никеля на уровень ИУК в опытных растениях, нами были установлены химические и биологиче-

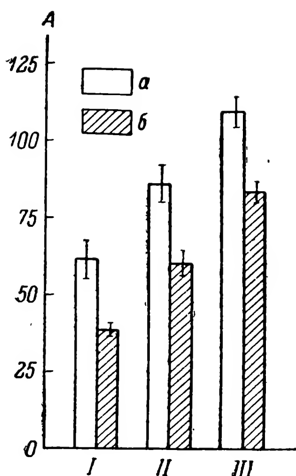


Рис. 1. Активность ИУК-оксидазы в верхушечных листьях подсолнечника.

А — активность энзима (в мкг разрушенной ИУК на 100 мг сыр. веса). Время инкубации, часы: *I* — 2, *II* — 4, *III* — 6. *а* — контроль, *б* — избыток никеля.

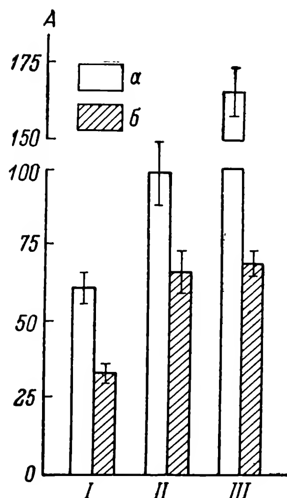


Рис. 2. Активность ИУК-оксидазы в корнях подсолнечника.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ские свойства изучаемого соединения, на основании которых оно было идентифицировано как ИУК. Выделенное соединение имело следующие показатели: свечение в УФ — светло-фиолетовое, Rf=0.36—0.40, окраска реактивом Эрлиха — синяя. Хотя пятна ИУК в УФ свете выделяются отчетливо и их можно охарактеризовать как по величине Rf и флуоресценции, так и по окраске реактивом Эрлиха, однако для ее идентификации этого недостаточно. Для полной идентификации ИУК необходимо снимать спектры поглощения в коротковолновой части (230—330 нм) и определять ее биологическую активность. При изучении УФ спектра нативной ИУК и последующем сравнении его со спектром синтетической ИУК установлена их идентичность (рис. 3). Спектры поглощения в УФ как синтетической, так и выделенной из растений ИУК имеют одинаковые минимум (250 нм) и максимум (280 нм) поглощения. Наличие ИУК в изученном объекте, кроме того, нами подтверждено методом биотестов: было выявлено, что элюаты эндогенной ИУК обладали биологической активностью в опытах с колеоптилями пшеницы.

На рис. 4 представлены данные о содержании свободной и связанной с белками ИУК в подсолнечнике, выращенном на избыточном фоне никеля.

Как видно, содержание фитогормона в разных органах неодинаково. Наибольшее количество ИУК находится в верхушках побегов, наименьшее — в корнях, в которых нами были обнаружены лишь ее следы. Гипокотили занимают в этом отношении промежуточное положение.

Как известно, в вегетативных органах высших растений ИУК находится в двух формах — свободной и связанной. Отмечено, что связана она главным образом с белками, как с простыми, так и со сложными, например с ДНП и РНП (Меркис и др., 1976). Мы определяли форму фитогормона, связанную с простыми белками.

Гипердоза никеля вызывает значительное снижение уровня свободной ИУК в верхушечных листьях (рис. 4). Известно, что именно эта форма ауксина обладает наибольшей фитогормональной активностью. Обратную картину мы наблюдали в отношении связанной с белками ИУК — супраоптимальные дозы никеля повышали ее содержание более чем в 2 раза. Связанная с белками ИУК расценивается исследователями как запасная форма фитогормона. Однако необходимо иметь в виду, что, по некоторым данным, в опытах по растяжению осевых органов растений довольно часто

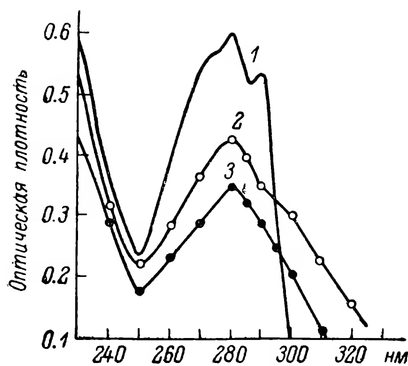


Рис. 3. УФ спектры синтетической (*1*) и эндогенной ИУК из верхушечных листьев (*2*) и гипокотилей (*3*) проростков подсолнечника.

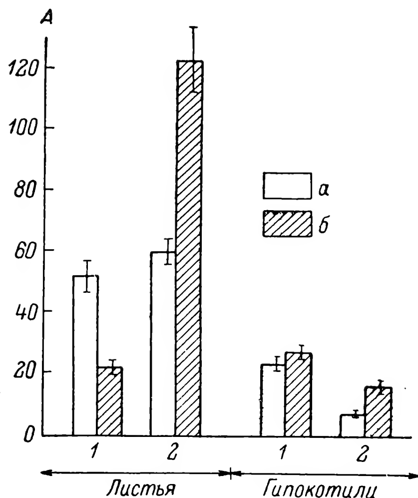


Рис. 4. Содержание ИУК в верхушечных листьях и гипокотилях подсолнечника.

А — количество ИУК (мкг на 10 г сух. веса); *1* — свободная ИУК, *2* — связанная с белками ИУК. *а* — контроль, *б* — избыток никеля.

наблюдается тесная корреляция между уровнем связанной с белками ИУК и ростом клетки (Merkys et al., 1969). Связанная форма фитогормона может, по-видимому, в определенных условиях переходить в свободную. Скорее всего именно в этом и заключается ее биологическая функция.

В гипокотилях подсолнечника в условиях избытка никеля уровень свободной ИУК практически не отличается от ее содержания в гипокотилях контрольных растений. Что касается связанной с белками формы фитогормона, то наблюдается аналогичная картина — содержание связанной формы фитогормонов возрастает в 2 раза по сравнению с контролем.

Чем можно объяснить снижение уровня свободной ИУК в листьях подсолнечника, испытывающего никелевый стресс, при одновременном падении активности ИУК-оксидазы? Одно из предположений заключается в том, что избыточные дозы никеля могут вызывать торможение биосинтеза ИУК из-за накапливающихся в растении в этих условиях токсически действующих полифенольных соединений и продуктов их окисления. Данные об ингибирующем действии фенольных соединений на биосинтез ИУК приводятся в монографии В. И. Кефели (1974).

Нам известны данные о нарушении синтеза ИУК под влиянием других тератогенов. С. Гордон (Gordon, 1957) в опытах на фасоли обнаружил, что ионизирующие лучи, являющиеся сильным тератогенным агентом (Криволуцкий и др., 1972), снижают уровень ауксина. Было показано, что уменьшение содержания ИУК не является результатом разрушения ауксина или его быстрого использования. Снижение уровня ИУК обусловлено торможением ее синтеза, в частности торможением окисления индолацетальдегида в ИУК. Другой тератоген — недостаток цинка — также снижает содержание ИУК, при этом уменьшению количества ИУК предшествует резкое ослабление процессов ее биосинтеза (Власюк и др., 1974).

Известно и другое мнение по вопросу о путях, приводящих к изменению количества свободной ИУК в тканях растений, согласно которому наиболее подвижной системой, меняющей содержание ИУК, является биологическая инактивация, а не синтез (Меркис и др., 1974). Не исключено, что обнаруженное нами снижение содержания свободной ИУК в листьях подсолнечника под влиянием избытка никеля связано не только с нарушениями ее биосинтеза, а обусловлено и связыванием части свободной ИУК белками. Полученные нами данные подтвердили это предположение — снижению содержания свободной ИУК в листьях соответствует повышение уровня связанной формы ИУК (рис. 4).

Нами выявлено, что в растениях, выращенных на фоне избыточного снабжения никелем, содержание свободной ИУК уменьшается. По-видимому, при никелевом стрессе у растений образуются аномальные метаболиты не индольной, а иной природы.

М. Я. Школьник (1974) высказал гипотезу, согласно которой тератологические изменения у бордефицитных растений вызываются накоплением фенолов. В другой работе (Школьник и др., 1978) были получены экспериментальные данные, подтверждающие это предположение. Не исключено, что формативные изменения у растений подсолнечника, испытывающих действие избытка никеля, являются результатом образования метаболитов фенольной и хиноидной природы, оказывающих влияние на митотическую активность клетки. Полученные нами данные об уменьшении активности ИУК-оксидазы в подсолнечнике под влиянием высоких концентраций никеля дают косвенное доказательство накопления фенольных соединений, являющихся ингибиторами ИУК-оксидазы.

В свете этого предположения особый интерес представляют полученные ранее в лаборатории А. М. Кузина (Крюкова, Кузин, 1960) факты образования в растениях под влиянием ионизирующей радиации, являющейся сильным тератогеном, аномальных метаболитов (радиотоксинов), основным компонентом которых оказались ортофенолы и ортохиноны (Кузин и др., 1965). Как выяснилось позднее, действие ряда других факторов, обладающих тератогенным эффектом (УФ радиация, недостаток элементов минерального питания, засоление, гербициды, мутагены, вирусы, поранение и др.), также вызывает накопление в растениях фенольных метаболитов (Процко, Кравец, 1972; Волынец, Корнелюк, 1973; Ладыгина, Едрева, 1976). Оказалось, что ортофенолы и ортохиноны нарушают нормальный ход митозов (Крогулевич, Стом, 1969; Amor, Ali, 1969). В свою очередь никелевый стресс также вызывает аномальное клеточное деление (Gläss, 1955; Смирнов и др., 1972). Не исключено, что нарушение деления клеток у растений, подвергнутых воздействию высокими дозами никеля, связано с усилением образования фенольных соединений.

Представленные в настоящей работе экспериментальные данные показывают, что избыток никеля приводит к серьезным нарушениям регуляции роста. Большое значение, особенно при выяснении причин карликовости растений, наблюдаемой под влиянием недостатка и избытка микроэлементов и других тератогенов, может иметь изучение действия последних не только на ауксиновый обмен, но и на обмен гиббереллинов, цитокининов и ингибиторов роста.

ЛИТЕРАТУРА

Власюк П. А., К. Д. Каракис, Э. В. Рудакова. (1974). Нарушение метаболизма ИУК в листьях кукурузы разного возраста при недостатке цинка. Физиол. и биохим. культ. раст., 6, 6.— Волынец А. П., В. Н. Корнелюк. (1973). Об одной особенности действия гербицидов на фенольный комплекс растений. Физиол. раст., 20, 4.— Гамбург К. З. (1966). Определение активности оксидазы индолилуксусной кислоты и ее ингибитора. В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.— Грибовская И. В., А. Б. Жирнов, М. И. Вебер. (1975). Действие высоких концентраций никеля на продуктивность и минеральный состав пшеницы и редиса. В кн.: Биологическая роль и практическое применение микроэлементов. Рига, 1.— Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны.— Криволуцкий Д. А., А. В. Самуров, М. А. Снетков. (1972). Влияние радиоактивного загрязнения почвы стронцием-90 на изменчивость некоторых организмов. Журн. общ. биол., 33, 5.— Крогулевич Р. Е., Д. С. Стом. (1969). О действии хиноидных и фенольных аналогов радиотоксинов на хромосомный аппарат. Радиобиология, 9, 4.— Крюкова Л. М., А. М. Кузин. (1960). Дистанционное действие ионизирующей радиации в облученных растениях. Физиол. раст., 7, 2.— Кузин А. М., В. А. Копылов, С. К. Мельникова. (1965). О влиянии ионизирующей радиации на обмен фенольных соединений в растениях. Радиобиология, 5, 1.— Ладыгина М. Е., А. М. Едрева. (1976). Изменение состава фенольных соединений при инфекционном и физиологическом заболевании табака. С.-х. биол., 11, 5.— Малюга Д. П. (1950). О биогеохимических провинциях на Южном Урале. ДАН СССР, 70, 2.— Малюга Д. П. (1963). Биогеохимический метод поисков рудных месторождений.— Меркис А. И., Н. А. Анисимовене, А. Д. Путримас, А. С. Марчюкайтис. (1976). О различных формах связанного с белками ауксина в тканях растений. В кн.: Регу-

ляция роста и питание растений. Рига.— Меркис А. И., А. С. Марчюкайтис, Н. А. Анисимовене, Л. Л. Новицкене, Ю. В. Даргинавичене, О. Ю. Рупайнене, Р. С. Лауринавичус, Г. А. Бобелите. (1974). О различных формах связанного ауксина в тканях с точки зрения их роста и морфогенеза. Реф. научн. сообщ. III Всесоюзн. биохим. съезда, Рига, 1.— Меркис А. И., Л. Л. Новицкене, А. Д. Путримас, А. С. Марчюкайтис. (1973). Определение связанной β-индолилуксусной кислоты в растительном материале. Тр. АН ЛитССР, сер. В, 2 (62).— Петрунина Н. С. (1965). Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами. Автореф. канд. дисс. М.— Прилуцкий Г. М., А. С. Шабранский, В. Г. Лапа. (1975). Изменения картофеля, вызываемые предпосадочной обработкой клубней растворами сульфатов кобальта, никеля, меди и цинка различной концентрации. В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.— Процко Р. Ф., А. Ф. Кравец. (1972). Накопление ингибитора роста флавонол-3-гликозида в растениях томатов в условиях азотной недостаточности. Физиол. и биохим. культ. раст., 4, 2.— Смирнов Ю. С., Р. Р. Ахметов, М. Я. Школьник. (1972). О некоторых физиологических причинах, лежащих в основе серпентиноморфозов. Бот. ж., 57, 10.— Смирнов Ю. С., Т. А. Крупникова, М. Я. Школьник. (1977). Содержание ИУК в растениях, отличающихся по чувствительности к борному дефициту. Физиол. раст., 24, 2.— Сторожева М. М. (1954). Тератологические изменения у анемоны *Pulsatilla patens* (Mill.) L. в условиях никелевого рудного поля. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 10.— Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора у растений. Физиол. раст., 21, 1.— Школьник М. Я. (1976). Микроэлементы и регуляторы роста.— В кн.: Физиологическая роль и практическое применение микроэлементов. Рига.— Школьник М. Я., Т. А. Крупникова, Н. Н. Дмитриева. (1964). Влияние борной недостаточности на некоторые стороны обмена ауксинов у подсолнечника и кукурузы. Физиол. раст., 11, 2.— Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов, (1970). О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений у растений, вызванных высокими концентрациями бора. Бот. ж., 55, 12.— Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов. (1975). Физиологические механизмы тератологических изменений у растений. В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.— Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов, Д. И. Стом. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5.— Amor S. M., E. M. Ali. (1969). Cytological effects of pesticides. IV. Mitotic effects of some phenols. Cytologia, 34, 4.— Anderson A. J. D. R. Meyer, F. K. Mayer. (1973). Heavy metal toxicities: levels of nickel, cobalt and chromium in the soil and plants associated with visual symptoms and variation in growth of an oat crop. Austral. J. Agr. Res., 24, 4.— Coke L., W. J. Whittington. (1968). The role of boron in plant growth. IV. Interrelationship between boron and indolyl-3-acetic acid in the metabolism of bean radicles. J. Exper. Bot., 19, 59.— Foroughi M. G., Hoffmann, K. Teicher, F. Venter. (1976). Einfluβ unterschiedlich hoher Gaben von Cadmium, Chrom oder Nickel auf Tomaten in Nährlösung. Landwirt. Forsch., 29. 32/1.— Fuente R. K. (1961). Nickel as the possible cause of coconut «Boang» in the Tiblawan plantation. Davao. Phill. Agricult., 45, 1—3.— Gläss E. (1955). Untersuchungen über die Einwirkung von Schwermetallsalzen auf die Wurzelspitzenmitose von *Vicia faba*. Z. Bot., 43, 5.— Gordon S. A. (1957). The effect of ionizing radiation on plants: biochemical and physiological aspects. Quart. Rev. Biol., 32, 1.— Jaweed M. M., E. G. Scott. (1967). Effect of boron on ribonucleic acid and indoleacetic acid metabolism in the apical meristems of Sunflower plants. Proc. W. Va. Acad. Sci., 39.— Lisanti L. E. (1958). Sulle chemiomorfosi da serpentino. Esperimenti in ordine fattoriale con nichel, magnesio e ione solforico sulla *Stachys recta* tipica. Nuovo giorn. bot. Ital., 65, 3.— Merkys A., A. Putrimas, A. Marčiukaitis. (1969). Binding of β-indoleacetic acid with proteins of plants and possible physiological significance of this process. Flora, Abt. A, 160.— Mishra D., M. Kar. (1974). Nickel in plant growth metabolism. Bot. Rev., 40, 4.— Rajaratnam J. A., J. B. Lowry. (1974). The role of boron in the oil-palm (*Elaeis guineensis*). Ann. Bot., 38, 154.— Vergnano O. (1958). Il contenuto di elementi inorganici delle piente della formazione oliofitica dell' Impruneta (Firenze). II. Ni, Cr e Co nel dinamismo nutritivo delle piente serpentinicole. Nuovo giorn. bot. Ital., 65, 1—2.— Vergnano O., J. G. Hunter. (1953). Nickel and cobalt toxicities in oat plants. Ann. Bot., 17, 66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 IV 1977.

SUMMARY

The effect of teratogenic concentrations of nickel on some aspects of auxin metabolism in sunflower has been studied. High nickel dosages caused the decrease of IAA-oxidase activity and the level of free IAA in apical leaves of the plant. The content of the form of IAA bound with proteins notably increased under the influence of nickel. The mechanism of the formational effect of high nickel concentrations on the plant organism is discussed.

УДК 581.132 (571.66)

В. Л. Морозов

СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕЗА ДОМИНАНТОВ КАМЧАТСКОГО КРУПНОТРАВЬЯ

V. L. MOROZOV. DIURNAL AND SEASONAL DYNAMICS OF PHOTOSYNTHESIS IN DOMINANTS OF KAMCHATKA HIGH-GRASSES

У доминантов камчатского крупнотравья исследованы суточные и сезонные изменения фотосинтеза в зависимости от влияния факторов внешней среды, сезонного развития растений и их структуры. Исследованные растения характеризуются высокой ассимиляционной способностью. Показано, что суточные и сезонные колебания фотосинтеза у камчатских представителей крупнотравья в основном определяются интенсивностью ФАР и температурой воздуха. Приведены максимальные интенсивности потенциального и видимого фотосинтеза растений. Наибольшая фотосинтетическая активность листьев у доминантов отмечена в период интенсивного роста побегов в верхних ярусах ценозов на участках поймы с хорошим водоснабжением.

В эколого-физиологических исследованиях фотосинтеза вопросу его зависимости от влияния внешних факторов уделяется большое внимание (Заленский, 1954; Филиппова, 1959; Глаголева, 1963; Чмора, Оя, 1967; Малкина и др., 1970; Швецова, 1971; Герасименко, 1973; Вознесенский, 1975; Горышина, 1975, и др.). Результаты таких работ позволяют установить закономерности ассимиляции растений в конкретных условиях местообитания и изучить особенности фотосинтетической деятельности целых фитоценозов.

В настоящее время накоплен большой экспериментальный материал по вопросам ассимиляционной деятельности растений различных природных зон. Сведений о фотосинтезе растений северо-восточных районов страны очень мало. Исследование фотосинтетической деятельности доминантов камчатского крупнотравья нас интересовало в связи с очень высокой биологической продуктивностью этих растений и образованных ими сообществ. Изучение фотосинтеза растений на Камчатке было начато В. А. Алексеевым (Алексеев и др., 1971). Из основных процессов жизнедеятельности доминантов крупнотравья до наших работ был изучен лишь водный обмен растений (Белая, 1974). Некоторые сведения о физиологических процессах у крупнотравных растений в условиях Сахалина имеются в работах Т. А. Зиминой с сотрудниками (Зимина и др., 1966; Крышняя и др., 1971).

Природные условия и объекты исследования

Исследования проводили в южной части п-ова Камчатка в окрестностях пос. Нижне-Камчатск Усть-Камчатского р-на (1969 г.) и у пос. Пущино Мильковского р-на (1970—1973 гг.).

Средняя продолжительность безморозного периода в районе основных стационарных исследований (пос. Пущино) составляет 64 дня, вегетационный период — 90—110 дней; средняя температура воздуха в мае — 3.5, июне — 10.6, июле — 14.3, августе — 13.3, сентябре — 7.6° (Справочник по климату СССР, 1966). Здесь, по средним многолетним данным, за год осадков выпадает 976 мм, из них 175 мм — за период активной вегетации. Поступление интегральной радиации к растительности за вегетационный

период варьирует в пределах 25—58 ккал/см^2 (Кондратюк и др., 1973), что значительно ниже, чем для европейской части территории страны с аналогичными широтами.

Сведения о характере потоков ФАР на Камчатке до наших работ отсутствовали. Измерения, выполненные нами в разных точках южной части Камчатской обл. при помощи фитопиранометров конструкции Б. П. Козырева (1970), показали, что коэффициенты перехода от прямой солнечной радиации к прямой ФАР в зависимости от высоты солнца над горизонтом и условий прозрачности атмосферы колеблются от 0.3 до 0.46. Коэффициент перехода для рассеянной ФАР при облачной погоде оказался аналогичным приведенному в работах Б. И. Гуляева (1963, 1965) и В. А. Алексеева (Алексеев, Шамшин, 1972). За время исследований количество ФАР, приходящей к растениям за вегетационный период, колебалось от 11.5 до 21.5 ккал/см^2. Максимальное количество интегральной ФАР на Камчатке приходится на май и первую декаду июня (начало вегетации), поэтому использование растениями благоприятного периода весенней инсоляции затруднено (Морозов, 1975).

Растительность исследованной территории разнообразна. Горные склоны и широкие надпойменные террасы заняты в основном редкостойными парковыми каменноберезовыми лесами с сомкнутостью крон 0.2—0.4. В таких лесах встречаются обширные поляны, покрытые разнотравнозлаковыми и крупнотравными сообществами с проективным покрытием 100%. Крупнотравные ценозы распространены в хорошо дренированных и достаточно влажных экотопах и не только в каменноберезовых лесах. Отдельные их пятна встречаются среди зарослей *Duschecia kamtschatica.*[1] В пойме р. Камчатки и ее притоков большие пятна крупнотравья, разнотравных и вейниковых ценозов приурочены к чозениево-ивово-тополево-ольховым лесам. Состав крупнотравья в пойме, на горных склонах и под пологом каменноберезняков одинаковый и простой. Основную массу травостоев обычно образует *Filipendula camtschatica*; как примесь отмечаются *Senecio cannabifolius*, *Heracleum dulce*, *Anthriscus aemula*, *Cacalia hastata* и др.

Объектами исследований были крупнотравные лабазниковые сообщества и их доминанты *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Heracleum dulce*, достигающие 3.5 м высоты, с крупными листьями и мощными подземными органами, имеющими поверхностное расположение (основная масса корней и корневищ находится в слое почвы 0—40 см). Наблюдения проводили в следующих местообитаниях: пойма (участок 1), склон горного увала (участок 2) и надпойменная терраса (участки 3 и 4 с различной водообеспеченностью и мощностью почвенного горизонта). Наиболее благоприятные гидротермические условия — на первых двух участках; на надпойменной террасе растения произрастают при недостаточном водоснабжении. Высота растений изменяется от участка 1 к участку 4 от 3.5 до 1.5 м.

Методика

Для исследования фотосинтеза мы в основном применяли радиометрический метод (Вознесенский и др., 1965). Измерения потенциальной интенсивности фотосинтеза проводили в естественных условиях, характеризующихся насыщающими фотосинтез концентрациями CO_2 (0.3—1%). Световые кривые фотосинтеза были получены с применением листовых камер с оптическим ступенчатым клином из нейтральных светофильтров, описанных в модифицированном варианте С. Н. Чмора (1969). Интенсивность видимого (реального) фотосинтеза при естественной напряженности метеорологических факторов определяли кондуктометрическим прибором конструкции В. Л. Вознесенского (1971). При изучении зависимости скорости ассимиляции от интенсивности потоков ФАР использовали искусственное затенение листовой камеры марлей и калькой.

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Для отдельных видов растений кривые дневного хода интенсивности потенциального фотосинтеза получали в разные сроки вегетации в пасмурную и ясную погоду, в течение дня через каждые 2 часа в трех-двенадцатикратной повторности, что позволило оценить дневной и сезонный ход фотосинтеза. Для регулирования температуры и устранения перегрева листьев листовую камеру защищали от воздействия прямых потоков ФАР водяным фильтром. Температуру воздуха в камере контролировали небольшим термометром, вмонтированным в корпус. Для изучения температурной зависимости фотосинтеза доминантов крупнотравья в ряде опытов температуру в камере и в замкнутой системе прибора снижали в 2—4 раза по сравнению с температурой воздуха. Для охлаждения воздуха в системе использовали снег, сохранявшийся на участках в естественных условиях до первых заморозков, и проточную воду.

При исследовании сезонного хода интенсивности потенциального фотосинтеза определяли его средние месячные величины, значимость которых была различной из-за неодинакового количества измерений в разные месяцы. Параллельно с изучением интенсивности фотосинтеза доминантов крупнотравья регистрировали показатели микроклимата и радиационные условия в исследуемых ценозах (Морозов, 1973). Проводили биометрические измерения растений с использованием методики, описанной в работе В. А. Росса и Ю. К. Росса (1969).

Результаты и обсуждение

Листья разных слоев крупнотравных сообществ отличаются по возрасту и условиям, в которых они функционируют. Это отражается на интенсивности их фотосинтеза, продуктивности растений и целых сообществ. Исследования интенсивности потенциального фотосинтеза доминантов лабазниковых сообществ свидетельствуют об их высокой ассимиляционной способности. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев у *F. camtschatica* достигает 197 мг CO_2/г·час, у *S. cannabifolius* абсолютные величины фотосинтеза в условиях оптимального снабжения углекислотой достигают при высокой интенсивности ФАР 270—300 мг CO_2/г·час, что соответствует максимальным величинам фотосинтеза, полученным радиометрическим методом другими исследователями (Вознесенский и др., 1965). У *H. dulce* интенсивность фотосинтеза ниже, чем у *F. camtschatica* и *S. cannabifolius*, и составляет 158 мг CO_2/г·час. Интенсивность видимого фотосинтеза при оптимальной напряженности метеорологических условий у *F. camtschatica* очень высокая и достигает 38, у *S. cannabifolius* — 34, у *H. dulce* — 26 мг CO_2/г сух. веса·час.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у доминантов крупнотравья меняется в течение дня (рис. 1). Максимальные значения интенсивности процесса, как правило, отмечены в утренние и полуденные часы при благоприятных метеорологических условиях. Во второй половине дня интенсивность фотосинтеза снижается, и минимальные значения приходятся на вечернее время. В первой половине дня интенсивность потенциального фотосинтеза коррелирует в большинстве случаев с изменением ФАР и температуры. В полуденное время отмечено снижение фотосинтеза, которое обычно идет плавно и продолжается до захода солнца.

При сплошной равномерной облачности дневной ход интенсивности фотосинтеза характеризуется одним максимумом в полдень. В этих условиях интенсивность ФАР на открытом месте не превышает 0.2—0.25 кал/см^2·мин (температура воздуха не поднимается выше 12—15°). Низкая интенсивность радиационных потоков ведет к тому, что потенциальный фотосинтез не достигает максимума даже в полдень.

При переменной и малооблачной погоде дневные изменения интенсивности потенциального фотосинтеза выражены одно-двухвершинной кривой. При пульсирующем характере поступления потоков ФАР наблюдаются резкие колебания скорости процесса и дневной его ход выражается спадами и максимумами. Изменения фотосинтеза у наклонных листовых

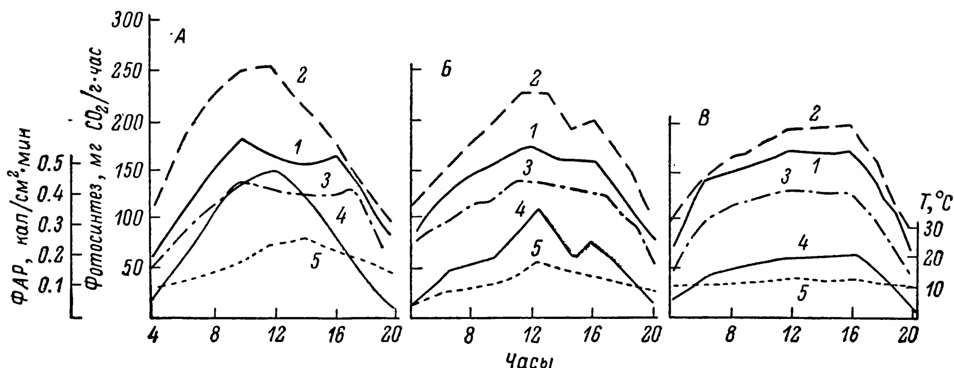


Рис. 1. Дневные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза доминантов крупнотравья (пойма, 1971 г.).

А — 25 июля, ясно; *Б* — 28 июля, переменная облачность; *В* — 29 июля, пасмурно.
1 — *Filipendula camtschatica*, *2* — *Senecio cannabifolius*, *3* — *Heracleum dulce*, *4* — интенсивность ФАР, *5* — температура воздуха.

пластинок в верхней части побегов в течение дня значительны, а листья нижних ярусов фотосинтезируют более устойчиво.

В ясную солнечную погоду скорость фотосинтеза коррелирует с интенсивностью радиации утром и вечером. В предполуденное и полуденное время у незатененных листьев верхних слоев наблюдается резкое снижение интенсивности фотосинтеза (полуденная депрессия). Особенно это проявляется у листовых пластинок, ориентированных перпендикулярно к прямым потокам ФАР. Снижение ассимиляции мы связываем с высокой напряженностью таких факторов, как радиация и температура воздуха. В полдень интенсивность ФАР на открытом месте иногда достигала 0.45—0.5 кал/см²·мин при температуре воздуха в травостоях 26—28°. Содержание углекислоты в воздухе в лабазниковых ценозах, по данным В. А. Алексеева (1971), в течение дня изменялось незначительно.

В условиях ясной погоды характер дневных изменений фотосинтеза у доминантов крупнотравья неодинаков. У *S. cannabifolius* наблюдалась прямая зависимость скорости ассимиляции от напряженности ФАР, а полуденный максимум совпадал по времени с наибольшей инсоляцией. Дневная динамика фотосинтеза *F. camtschatica* и *H. dulce* показывает, что максимальная скорость процесса отмечается при потоке ФАР, равном 0.3 кал/см²·мин.

Интенсивность потенциального фотосинтеза и характер его дневного хода у доминантов сообществ на Камчатке зависят от ярусного расположения листьев и их возраста (Морозов, 1974а, б). Кроме того, различия в характере дневного хода фотосинтеза листьев разных слоев связаны с неоднородностью вертикального профиля ФАР в травостоях. С отрастанием побегов и увеличением ярусности сообществ старые листья по сравнению с молодыми оказываются в худших условиях освещения и снижают интенсивность ассимиляции. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза у листьев в нижних ярусах крупнотравных сообществ снижается более чем в 2 раза, а интенсивность видимого фотосинтеза старых затененных листьев — лишь на 30—35% (табл. 1). Такое снижение абсолютных величин максимальной интенсивности фотосинтеза вызвано постоянным недостатком ФАР.

Анализ световых кривых у доминантов крупнотравных сообществ показывает, что потенциальная интенсивность их фотосинтеза начинает насыщаться при потоках ФАР, равных 0.27—0.35 кал/см²·мин (рис. 2). Световые кривые *S. cannabifolius* не имеют плато насыщения (даже при максимальной для района исследований интенсивности ФАР), скорость ассимиляции CO_2 возрастает у него с увеличением радиации. У *S. cannabifolius* дневной ход потенциальной интенсивности фотосинтеза чаще всего повторяет колебания ФАР. У *F. camtschatica* и *H. dulce* в полуден-

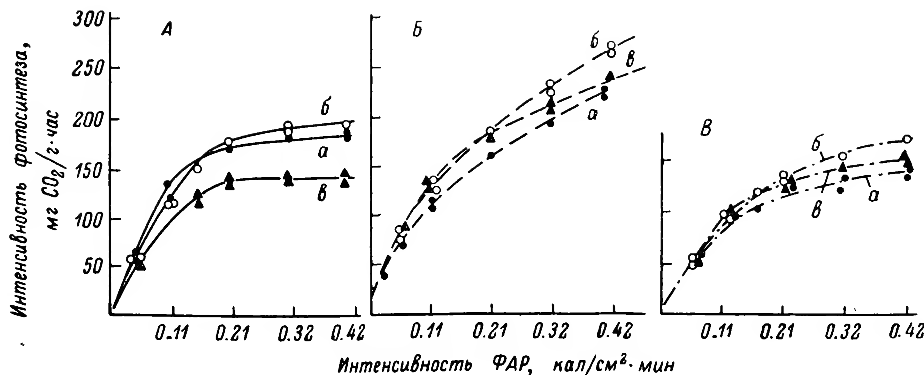


Рис. 2. Зависимость потенциального фотосинтеза доминантов крупнотравья от интенсивности ФАР.

А — *Filipendula camtschatica*, *Б* — *Senecio cannabifolius*, *В* — *Heracleum dulce*. Фенофазы: *а* — вегетация, *б* — бутонизация, *в* — плодоношение.

ное время при насыщающих потоках ФАР изменения ассимиляции синхронно повторяют колебания температуры. Световое насыщение видимого фотосинтеза у доминантов ценозов отмечено при интенсивности ФАР 0.1—0.16 кал/см^2·мин, что позволяет говорить о возможностях устойчивой ассимиляции растений при пульсирующем характере радиационных потоков.

Изучение зависимости интенсивности потенциального фотосинтеза у доминантов травостоев от дневных изменений температуры воздуха при одинаковой плотности потоков ФАР позволило установить следующие закономерности: оптимальная температура потенциального фотосинтеза исследованных растений — около 20°; увеличение температуры воздуха в естественных условиях до 28—32° тормозит ассимиляцию; при пониженных температурах отмечена значительная устойчивость скорости процесса. Исследованные растения сохраняют фотосинтетическую активность при 0 и —1°, что дает основание считать их приспособленными к пониженным температурам (Морозов, 1974б). При увеличении температуры воздуха в течение дня сверх оптимальной фотосинтетическая активность рас-

ТАБЛИЦА 1

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза листьев разных ярусов *Filipendula camtschatica* в условиях поймы

Номер листа	ФАР, кал/см^2·мин	Температура воздуха, °С	Интенсивность видимого фотосинтеза		ФАР, кал/см^2·мин	Температура воздуха, °С	Потенциальная интенсивность фотосинтеза	
			мг CO_2/г сух. веса·час	мг CO_2/дм^2·час			мг CO_2/г сух. веса·час	мг CO_2/дм^2·час
5	0.28	22	22	8	0.30	22	93	32
6	0.32	20	25	8	0.38	18	112	36
7	0.36	21	26	8	0.36	22	108	34
8	0.32	19	25	8	0.4	19	134	39
9	0.3	22	29	9	0.4	23	159	43
10	0.32	20	30	10	0.32	22	178	47
11	0.3	22	33	10	0.38	21	197	48
12	0.32	20	34	9	0.4	22	197	49
13	0.32	22	34	11	0.38	22	197	44
14	0.3	22	31	10	0.4	21	181	44
15	0.36	21	31	9	0.4	19	183	42
16	0.32	18	30	8	0.42	19	160	36

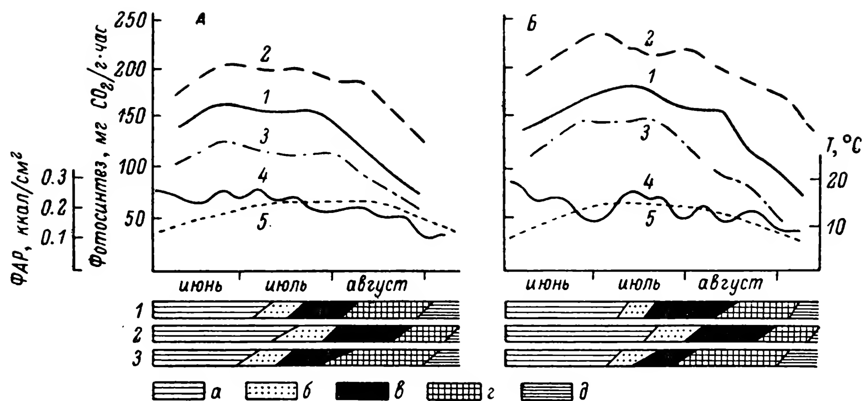


Рис. 3. Сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза у доминантов крупнотравья в пойме.

А — 1970 г., *Б* — 1971 г.

1—3 — то же, что на рис. 1; *4* — дневные суммы интегральной ФАР; *5* — температура воздуха. Фенофазы: *а* — вегетация, *б* — бутонизация, *в* — цветение, *г* — плодоношение, *д* — отмирание.

тений снижается. В ранневесенний период и при пасмурной погоде, когда максимальная температура воздуха не превышает оптимума, наблюдается прямая зависимость скорости фотосинтеза от радиации и температуры. Наибольшую чувствительность к повышенным температурам проявляет фотосинтетический аппарат *F. camtschatica* и *H. dulce*; у *S. cannabifolius* зависимость фотосинтеза от температуры выражена менее отчетливо.

Представление о сезонных изменениях интенсивности ассимиляции можно составить на основании анализа кривых дневного хода процесса у доминантов лабазниковых травостоев в разные сроки вегетации в различных экотопах. Сезонный ход интенсивности фотосинтеза доминантов в разных местообитаниях очень сходный. В начале вегетации динамика интенсивности процесса на разных участках совпадает. Снижение фотосинтеза с июля по август у растений вызвано недостаточным водоснабжением, естественным старением листьев и характером поступления потоков ФАР к фитоценозам в районе исследований. Сезонный максимум интенсивности фотосинтеза приходится на время, когда ценозы имеют хорошо развитую листовую поверхность, а комплекс внешних условий близок к оптимальному их сочетанию.

Сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза у *F. camtschatica*, *S. cannabifolius* и *H. dulce* в условиях оптимального водоснабжения (рис. 3, участок *1*) показывают, что максимальные величины отмечаются в период интенсивного роста побегов, в фазу цветения и плодоношения. К концу вегетационного периода даже при хорошем водообеспечении в условиях поймы скорость фотосинтеза снижается. Неблагоприятные климатические условия вегетационного периода в 1970 г. отразились на сезонном ходе фотосинтеза растений. Снижение ассимиляционной деятельности доминантов сообществ в засушливый период лета 1970 г. мы связываем в первую очередь с нарушениями нормального водообмена растений (Белая, Степанова, 1973).

В течение вегетационного периода в пасмурную и облачную погоду потенциальная интенсивность фотосинтеза доминантов крупнотравья лимитируется недостатком ФАР (дневные суммы ФАР в отдельные дни составляют 34 кал/см²). Световые ограничения в травостоях испытывают прежде всего листья нижних ярусов, подверженные постоянному затенению (Морозов, 1973).

Анализ суточных и сезонных изменений фотосинтеза у основных представителей камчатского крупнотравья показывает, что они отличаются по абсолютным параметрам интенсивности фотосинтеза (табл. 2). Последнее не только указывает на разную ассимиляционную способность расте-

ТАБЛИЦА 2

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза доминантов камчатского крупнотравья в различных экотопах

Местообитание, вид	ФАР, кал/см²·мин	Температура воздуха, °C	Интенсивность видимого фотосинтеза: мг CO_2/г сух. веса · час	Интенсивность видимого фотосинтеза: мг CO_2/дм²·час	ФАР, кал/см²·мин	Температура воздуха, °C	Потенциальная интенсивность фотосинтеза: мг CO_2/г сух. веса · час	Потенциальная интенсивность фотосинтеза: мг CO_2/дм²·час	Потенциальная интенсивность фотосинтеза: мг CO_2/г сыр. веса · час
Пойма									
Filipendula camtschatica	0.32	22	34	11	0.4	22	197	49	47
Senecio cannabifolius	0.38	18	34	11	0.42	22	300	92	81
Heracleum dulce	0.32	18	26	8	0.4	19	158	41	35
Склон горного увала									
Filipendula camtschatica	0.4	22	38	10	0.36	18	190	48	49
Senecio cannabifolius	0.36	19	34	9	0.4	20	270	86	67
Heracleum dulce	0.32	19	20	9	0.36	20	158	45	37
Надпойменная терраса									
Filipendula camtschatica	0.32	21	32	11	0.38	21	182	62	55
Senecio cannabifolius	0.3	20	30	10	0.42	20	270	89	71
Heracleum dulce	0.28	19	22	12	0.4	19	153	65	45

ний в сходных условиях экотопа, но и на фотосинтетические возможности одинаковых видов из разных местообитаний.

Таким образом, суточные и сезонные изменения фотосинтеза доминантов камчатского крупнотравья выражены отчетливо и определяются в основном влиянием внешних факторов (интенсивность ФАР, температура, осадки). Максимальная интенсивность видимого фотосинтеза у исследованных растений составляет 22—28 мг CO_2/г·час (8—12 мг CO_2/дм²·час), а максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза — 93—300 мг CO_2/г·час (32—92 мг CO_2/дм²·час). Интенсивность ассимиляции листьев разных ярусов неодинакова. Максимальные скорости фотосинтеза отмечены у верхних листьев в период интенсивного роста побегов и в фазы цветения—плодоношения, когда метеорологические и эдафические условия наиболее близки к их оптимальному сочетанию. Исследованные представители крупнотравья можно отнести к растениям с высокой фотосинтетической активностью ассимиляционного аппарата, которые в естественных условиях на Камчатке реализуют эту способность достаточно успешно.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. (1971). К режиму углекислоты в некоторых фитоценозах Камчатки. В сб.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Алексеев В. А., Д. Ф. Ефремов, В. Л. Морозов, К. Д. Степанова, М. А. Щербова. (1971). Режим солнечной радиации в фитоценозах Камчатки. В сб.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Алексеев В. А., В. А. Шамшин. (1972). Об экологии и структуре каменноберезовых лесов Камчатки. Бот. ж., 57, 9. — Белая Г. А. (1974). Экология доминантов камчатского высокотравья (водный режим). Автореф. канд. дисс., Владивосток. — Белая Г. А., К. Д. Степанова. (1973). Некоторые элементы водного режима крупнотравья Камчатки. Комаровские чтения, 20, Владивосток. — Вознесенский В. Л. (1971). Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. — Вознесенский В. Л. (1975). Максимальные интенсивности фотосинтеза растений юго-восточных Каракумов.

Бот. ж., 60, 7. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Герасименко Т. В. (1973). Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля. Бот. ж., 58, 4. — Глаголева Т. А. (1963). Зависимость фотосинтеза памирских растений от интенсивности освещения. Тр. БИН АН СССР, 4, 16. — Горышина Т. К. (1975). Экология травянистых растений лесостепной дубравы. — Гуляев Б. И. (1963). Об измерении фотосинтетически активной радиации. Физиол. раст., 10, 5. — Гуляев Б. И. (1965). К методике измерения фотосинтетической радиации. В сб.: Фотосинтез и продуктивность растений. Киев. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. В кн.: Вопросы ботаники, М.—Л. — Зимина Т. А., С. В. Насонова, Тен Хак-Мун, Л. В. Федорова. (1966). О росте и экологии некоторых представителей сахалинского крупнотравья. Тр. СахКНИИ, 17. — Козырев Б. П. (1970). Термоэлектрические фитопиранометры для абсолютных измерений фотосинтетически активной радиации (ФАР). Физиол. раст., 17, 4. — Кондратюк В. И., Л. В. Будникова, В. И. Меньшикова. (1973). Радиационный баланс Камчатки. Тр. ДВНИИГМИ, 40.— Крышняя С. В., Т. А. Зимина, Т. Я. Безрукова. (1971). Физиолого-биохимические особенности представителей различных возрастных групп высокотравья Сахалина. Информ. бюлл., 9. Иркутск. — Малкина Н. С., Ю. Л. Цельникер, А. М. Якшина. (1970). Фотосинтез и дыхание подроста. — Морозов В. Л. (1973). Режим солнечной радиации в травянистых фитоценозах Камчатки. Экология, 6. — Морозов В. Л. (1974а). Адаптивные особенности использования солнечной радиации высокопродуктивными травянистыми фитоценозами Камчатки. В кн.: Биологические проблемы Севера, 7. Якутск. — Морозов В. Л. (1974б). Фотосинтез листьев разных ярусов крупнотравных и вейниковых травостоев на Камчатке. Тез. докл. симпоз. «Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях». Улан-Удэ. — Морозов В. Л. (1975). Использование энергии солнечной радиации луговыми сообществами Камчатки. В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. — Росс В. А., Ю. К. Росс. (1969). Биометрические измерения в посевах сельскохозяйственных культур. В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М. — Справочник по климату СССР. (1966). Температура воздуха и почвы, 27. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. БИН АН СССР, 4, 13. — Чмора С. Н. (1969). Определение световых кривых фотосинтеза радиометрическим методом с применением камеры-клина. В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М. — Чмора С. Н., В. М. Оя. (1967). Изучение температурной зависимости фотосинтеза листа. Физиол. раст., 14, 4. — Швецова В. М. (1971). Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от интенсивности освещения. Бот. ж., 56, 5.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра АН СССР,
Владивосток.

Получено 28 II 1977.

SUMMARY

Diurnal and seasonal changes of photosynthesis dependent on the influence of environmental factors, seasonal development of plants and their structure have been studied in dominants of Kamchatka high-grasses. The plants studied are characterized by a high assimilational capacity. The diurnal and seasonal fluctuations of photosynthesis in representatives of Kamchatka high-grasses have been shown to be determined mainly by the PAR intensity and air temperature. Potential and evident plant photosynthesis maximal intensities are given. The maximal photosynthetic activity in leaves of dominants was observed during the period of intensive shootgrowth in upper leyers of coenoses on sites of inundation valley with good water supply.

УДК 582.26/.27 : 631.4

Н. Н. Болышев, Л. Н. Новичкова-Иванова

АЛЬГОФЛОРА НАЧАЛЬНОЙ СТАДИИ ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ НА ПОКРОВНЫХ СУГЛИНКАХ В УСЛОВИЯХ ЛИЗИМЕТРА

N. N. BOLYSHEV, L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA. THE ALGALFLORA OF INITIAL STAGES OF SOIL FORMATION ON COVERING LOAMS UNDER THE CONDITIONS OF LYSIMETER

Изучена альгофлора открытого лизиметра, заполненного покровным суглинком и засаженного различными растениями. Установлено, что уже в первый год поверхность суглинка заселяется водорослями, типичными для почв дерново-подзолистой зоны. На формирование синузий оказывают влияние многие факторы. К их числу следует отнести опад растений и агротехнические приемы. Установлено, что по составу альгосинузий хорошо прослеживается определяющее влияние типа насаждения и в свою очередь создаваемой ими микросреды. Всего в лизиметре обнаружено 67 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, причем в контрольном бункере, содержащемся без растений, выявлен 31 таксон.

Неоднократно сообщалось, что водоросли в числе первых организмов поселяются на вулканических пеплах и лавах (Treub, 1888; Booth, 1941; Schwabe, 1972), промышленных отвалах (Тарчевский, Штина, 1967; Штина, 1970; Шушуева, 1973) и на различных горных породах (Одинцова, 1944; Полынов, 1945; Новогрудский, 1950; Глазовская, 1952; Красильников, 1956; Громов, 1957; Голлербах, Сыроечковский, 1958; Ройзин, 1960; Новичкова-Иванова, 1963; Болышев, 1968; Голлербах, Штина, 1969). Однако отсутствуют сведения о разрастаниях водорослей и формировании их сообществ на осадочных породах в условиях равнинного рельефа различных природных зон.

При изучении процессов почвообразования нельзя пренебречь микроорганизмами, как автотрофами, так и гетеротрофами. Среди микроорганизмов, населяющих поверхность грунтов и почв, водоросли продолжают оставаться малоизученной группой. Однако водоросли — автотрофные организмы, способные аккумулировать солнечную энергию и создавать органическое вещество, — играют особую роль среди остальных компонентов эдафона.

В программе изучения почвообразовательного процесса на покровных суглинках в открытом лизиметре на почвенном стационаре МГУ на Ленинских горах (Винник, Болышев, 1972) было предусмотрено определение обилия и видового разнообразия водорослей, населяющих лизиметр. Последний состоит из бункеров; площадь каждого из них равна 9 м^2. Грунт был взят из карьера с глубины 130—280 см и представлял собою покровный суглинок. При составлении плана исследований в лизиметре учитывались возможные естественные и культурные угодья, на которых происходит почвообразование в южной части дерново-подзолистой зоны, где основная площадь занята хвойными и лиственными лесами, а также луговой растительностью и частично посевами различных культур. На этом основании для детального изучения были выбраны 5 бункеров (32, 39, 42, 43, 47) с хвойными (ель) и лиственными (клен и дуб) породами, а также с посевами многолетних (ежа, райграс, тимофеевка) и однолетних (гречиха)

трав, входящих в севооборот этой зоны. В бункеры высаживались пятилетние саженцы ели и трехлетние дуба и клена.

Во все бункеры с древесными породами (кроме бункера 42) вносились минеральные удобрения — 60 кг/га аммиачной селитры и 80 кг/га суперфосфата, а в бункеры, занятые травами (кроме бункера 47), было внесено по 154 г аммиачной селитры и 360 г суперфосфата. Минеральные удобрения вносились вразброс и заделывались граблями на небольшую глубину.

В августе 1968 г., через год после посева и посадок, нами были взяты почвенные образцы с поверхности и до глубины 20 см для изучения в них водорослей.

Результаты определения в культурах видового состава почвенных водорослей показали, что в лизиметре получили развитие водоросли, встречающиеся в дерново-подзолистых почвах (Штина, 1959). Всего было обнаружено 67 видов (табл. 1). Водоросли по отделам распределяются следующим образом: синезеленые — 25 видов, зеленые — 24 вида, желтозеленые — 10, диатомовые — 7, эвгленовые — 1 вид. Количество видов в отдельных бункерах колебалось в довольно широком интервале — от 7 до 31 (табл. 2).

Видовой состав водорослей в контрольном бункере оказался самым разнообразным (31 вид). В большом количестве получили развитие представители трех отделов водорослей: из зеленых — одноклеточные *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum aplanosporum* (=*Tetracystis aplanasporum*) и нитчатые — *Ulothrix variabilis*; из синезеленых — *Phormidium tenue*, *Ph. valderiae* f. *majus*, *Plectonema gracillimum*; из желтозеленых —*Botrydiopsis eriensis* и *Heterothrix bristoliana*. По количеству видов в контрольных бункерах доминирующее положение занимают синезеленые водоросли, по обилию числа клеток — зеленые.

В покровном суглинке до загрузки его в бункеры отсутствовали споры и покоящиеся формы водорослей. Следует полагать, что формирование флоры водорослей в лизиметре на первоначально стерильном суглинке происходило за счет спор и отдельных клеток покоящихся форм водорослей, находящихся в значительных количествах в воздухе. Американские ученые (Brown et al., 1964; Maynard, 1968) изучали видовой состав, обилие и передвижение водорослей с воздушными массами и установили большое количество их зачатков (спор, гормоцист и вегетативных клеток) в воздухе. Кроме того, зачатки попали в бункеры вместе с ризосферной почвой саженцев деревьев.

В бункерах, занятых в течение одного года елью, разнообразие водорослей было велико — 25 видов, из них 15 являются общими с составом контрольного бункера. Наиболее высоким обилием в культуре отличаются два вида синезеленых водорослей — *Phormidium corium* и *Schizothrix lardacea*. Однако наряду с ними господствующее положение занимают одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли; их обилие под еловым насаждением (95 тыс. кл./г) в 9 раз выше, чем под однолетними культурами, в 3 раза, чем под насаждениями дуба с кленом, и в 2 раза, чем под многолетними травами (табл. 3).

В бункерах с широколиственными породами (39) флористическое разнообразие также велико (21 вид), но доминируют здесь синезеленые водоросли *Schizothrix lardacea* и *Hydrocoryne spongiosa*, число их клеток достигает 244 тыс. кл./г. В виде значительной примеси встречаются зеленые — *Chlorococcum infusionum* и *Chlorhormidium flaccidum* (табл. 1). Интересным оказался состав альгофлоры в бункере с дубом и кленом без минеральных удобрений (42). Видовой состав водорослей здесь беден: всего лишь 7 видов, и 6 из них представлены синезелеными водорослями. Среди последних встречены 3 вида ностоков (*Nostoc paludosum*, *N. linckia* и *N. punctiforme*), достигающих массового разрастания. В этом бункере отмечено самое большое число клеток водорослей для лизиметра — 803.9 тыс. кл/г.

Бункеры, занятые многолетними травами, отличались относительным видовым разнообразием (19 видов). Так, отмечено наличие заметного ко-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и распределение водорослей в бункерах лизиметра МГУ

	С удобрением												Без удобрения	
	№ 29 (контроль)			№ 32			№ 39			№ 43			№ 42	№ 47
				ель			дуб, клен			многолетние травы (злаки, бобовые)			дуб, клен	однолетние культуры (гречиха)
	глубина взятия образцов, см													
	0—1	5—10	15—20	0—1	5—10	15—20	0—1	5—10	15—20	0—1	5—10	15—20	0—1	0—1
Cyanophyta														
Microcystis muscicola (Menegh.) Elenk.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aphanothece saxicola Näg.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gloeocapsa minor (Kütz.) Hollerb.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Siphononema sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Hapalosiphon fontinalis (Ag.) Born. emend. Elenk.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nostoc punctiforme (Kütz.) Hariot	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
N. paludosum Kütz.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
N. linckia (Roth) Born. et Flah.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Hydrocoryne spongiosa Schwabe	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Phormidium ambiguum Gom.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
Ph. autumnale (Ag.) Gom.	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
Ph. bohneri Schmidle	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ph. corium (Ag.) Gom.	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+	+	—	+	+
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ph. henningsii Lemm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Ph. jenkelianum G. Schmid.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ph. molle (Kütz.) Gom.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ph. papyraceum (Ag.) Gom.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ph. retzii (Ag.) Gom.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ph. tenue (Menegh.) Gom.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Ph. valderiae (Delp.) Geitl. f. *majus* Hollerb.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Symploca cartilaginea (Mont.) Gom.	—	+	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—

Schizothrix lardacea (Ces.) Gom.	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plectonema boryanum Gom. f. *hollerbachianum* Elenk.	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+
P. gracillimum (Zopf) Hansg.	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Chlorophyta														
Chlamydomonas platystigma (Korsch.) Pasch.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Schizochlamidella delicatula (West) Korsch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Chlorococcum infusionum (Schrank) Menegh.	—	—	—	+	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—
Ch. hypnosporum Starr	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
Ch. lobatum (Korsch.) Fritsch et John	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Ch. oleofaciens Trainor et Bold	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Neochloris sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Trebuxia sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Spongiochloris sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Macrochloris dissecta Korsch.	+	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Dictyococcus gerneckii Wille	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Characium ovatum Reinh.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Chlorella terricola Hollerb.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—
Ch. vulgaris Beijer.	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+
Muriella magna Fritsch et John	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Tetracystis aplanosporum (Arce et Bold) Brown et Bold	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Ulothrix variabilis Kütz.	+	—	—	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
Chlorhormidium flaccidum (Kütz.) Fott	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+
Ch. fluitans (Gay) Starmach	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Stichococcus bacillaris Näg.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. fragilis Gay	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Gloeotila mucosa Kütz.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Microspora floccosa (Vauch.) Thur.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M. tumidula Hazen	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthophyta														
Botrydiopsis arhiza Borzi	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. eriensis Snow	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Ellipsoidion stichococcoides Pasch.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Polyedriella irregularis Pasch.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

	С удобрением												Без удобрения	
	№ 29 (контроль)			№ 32			№ 39			№ 43			№ 42	№ 47
				ель			дуб, клен			многолетние травы (злаки, бобовые)			дуб, клен	однолетние культуры (гречиха)
	глубина взятия образцов, см													
	0—1	5—10	15—20	0—1	5—10	15—20	0—1	5—10	15—20	0—1	5—10	15—20	0—1	0—1
Bumilleriopsis peterseniana Visch. et Pasch.	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Heterothrix stichococcoides Pasch.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H. exilis (Klebs) Pasch.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H. ulotrichoides Pasch.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H. bristoliana Pasch.	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bumilleria klebsiana Pasch.	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Euglenophyta														
Trachelomonas volvocina Ehr.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bacillariophyta														
Achnanthes laterostrata Hust.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Navicula falaisiensis Grun.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
N. laterostrata Hust.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
N. protracta Grun.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Pinnularia interrupta W. Sm. f. *minutissima* Hust.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+
Всего видов в бункере	31			25			21			19			8	17

ТАБЛИЦА 2

Распределение водорослей (число видов) в бункерах лизиметра МГУ

Отделы водорослей	Номера бункеров и покровная культура					
	ель (внесены N, P)	дуб, клен (внесены N, P)	дуб, клен	бобово-злаковая травосмесь (внесены N, P)	гречиха	контроль
	32	39	42	43	47	29
Синезеленые	12	8	6	4	7	12
Зеленые	8	8	1	10	9	8
Желтозеленые	4	3	—	1	—	7
Диатомовые	1	2	—	4	1	3
Евгленовые	—	—	—	—	—	1
Всего	25	21	7	19	17	31

ТАБЛИЦА 3

Число клеток водорослей в бункерах лизиметра в слое 0—1 см (в тыс. на 1 г почвы)

Отделы водорослей	№ 29 (контроль)	С удобрением			Без удобрений	
		ель	дуб, клен	многолетние травы	дуб, клен	однолетние культуры (гречиха)
		№ 32	№ 39	№ 43	№ 42	№ 47
Зеленые и желтозеленые	29.855	95.250	33.600	49.500	23.470	10.000
Синезеленые	1.755	132.390	244.200	242.100	778.130 *	9.000
Диатомовые	2.150	1.680	4.200	48.900	2.340	0.400
Всего в 1 г почвы	33.760	229.320	282.000	340.500	803.940	19.400

* Колонии ностока.

личества (4 вида) диатомовых водорослей, а также и синезеленых, представленных четырьмя видами из порядка *Oscillatoriales*.

В бункерах под гречихой довольно обильно развивались в культуре одноклеточные зеленые водоросли (7 видов) со значительной примесью нитчатых зеленых (*Stichococcus fragilis* и *Chlorhormidium fluitans*).

При посеве и выращивании гречихи поверхность суглинка взрыхляли на небольшую глубину. Эта обработка не оказала существенного влияния на снижение количества видов, но намного уменьшила число клеток и соответственно фитомассу водорослей, которые были частично вмыты атмосферными осадками в нижние горизонты. Под влиянием заделки и вымывания водорослей из верхних горизонтов происходило снижение фитомассы и в контрольных бункерах, где сравнительно часто проводилось рыхление суглинка при уничтожении сорняков.

Из рассмотренных выше данных видно исключительное влияние среды на развитие водорослей. Их видовое разнообразие и обилие находятся в прямой зависимости от типа растительного покрова. Кроме того, большое число видов водорослей в бункере с елью и в бункере с дубом и кленом объясняется влиянием минеральных удобрений. Здесь выявляются особенности видового состава водорослей под разными древесными породами. Так, например, в бункерах с елью преобладают зеленые и имеется тенденция к снижению диатомовых и желтозеленых водорослей, которые, вероятно, выпадают под влиянием прежде всего химизма опада, несколько снижающего здесь pH.

Преобладание зеленых водорослей в почвах естественного хвойного леса также обнаружила Э. А. Штина (1959).

В бункерах с дубом и кленом минеральные удобрения значительно стимулировали развитие зеленых водорослей, наряду с ними получили раз-

витие синезеленые, которые господствуют в бункере без минеральных удобрений и представлены видами, способными фиксировать свободный азот воздуха (39 и 42).

При отсутствии рыхления на поверхности суглинка образовывалась войлокообразная пленка, состоящая из многочисленных особей синезеленых водорослей, гифов низших грибов и бактерий.

Проведенные исследования позволили сделать некоторые выводы, касающиеся развития водорослей: 1) поверхность суглинка в лизиметре уже в первый год заселяется водорослями; 2) в бункерах, занятых различными насаждениями и культурами, формируются свои специфичные альгосинузии; 3) на видовой состав и формирование синузий водорослей оказывают влияние многие причины. К числу основных мы относим средообразующую роль растительности (количество опада, его химические свойства и скорость разложения), а также агротехнические приемы (рыхление и внесение удобрений); 4) альгосинузии в хвойных насаждениях (ель) характеризуются доминированием одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей; 5) в лиственных насаждениях (дуб, клен) доминируют синезеленые водоросли. При внесении удобрений в этих условиях, помимо синезеленых, существенное развитие получают одноклеточные и нитчатые зеленые; 6) альгосинузии, развивающиеся под травяной растительностью, отличаются большим разнообразием видового состава, в котором преобладают одноклеточные и нитчатые зеленые; в травосмесях с участием злаков специфично развитие диатомовых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Болышев Н. Н. (1968). Водоросли и их роль в образовании почв. — Винник М. А., Н. Н. Болышев. (1972). Первые итоги наблюдений в открытом лизиметре. Почвоведение, 4. — Глазовская М. А. (1952). Биологические факторы выветривания в высокогорьях. Природа, 12. — Голлербах М. М., Е. Е. Сыроечковский. (1958). Биогеографические исследования в Восточной Антарктиде в 1957 году. Изв. АН СССР, сер. геогр., 6. — Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Громов Б. В. (1957). Микрофлора скальных пород и примитивных почв некоторых северных районов СССР. Микробиология, 26, 1. — Красильников Н. А. (1956). Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность. Усп. соврем. биол., 41, 2. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1963). Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа. Бот. ж., 48. 1. — Новогрудский Д. М. (1950). Микрофлора выветривающихся горных пород и неполных почв Терскей-Алатау. Тр. Инст. географии АН СССР, 45. — Одинцова С. В. (1944). Первичные почвы. Природа, 1. — Полынов Б. Б. (1945). Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. Почвоведение, 7. — Ройзин М. Б. (1960). Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной Арктической пустыни. Бот. ж., 45, 7. — Тарчевский В. В., Э. А. Штина. (1967). Развитие водорослей на промышленных отвалах. Тр. Кировск. с.-х. инст., 20, 40. — Штина Э. А. (1959). Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, 2, 12. — Штина Э. А. (1970). Развитие водорослей на промышленных отвалах. В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск. — Шушуева М. Г. (1973). Водорослевые группировки гидроотвалов Кузбасса. В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск. — Booth W. E. (1941). Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. Ecology, 22, № 1. — Brown R. M., D. A. Larson, H. C. Bold. (1964). Airborne algae; their abundance and heterogenity. Science, 143, 3606. — Maynard N. G. (1968). Significance of airborne algae. Z. allgem. Mikrobiol., 8, 3. — Schwabe G. H. (1972). Blue-green algae as pioneers on postvolcanic substrate (Surtsey Iceland). In: Taxonomy and biology of blue-green algae. Madras, 419. — Treub M. (1888). Notice sur la nouvelle flora de Krakatau. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 7.

Московский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР, Ленинград.

Получено 8 IV 1977.

SUMMARY

Experiments were done with the lysimeter filled by covering loam. During the first year the surface of loam was invaded by algae typical for turf-podzol soils. Different factors affect upon the formation of various algae synusia. Among them the litter fall of higher plants, fertilizers, agrotechnical methods, can be mentioned. The determining factor was the cultivited plants which formed specific microenvironment in the lysimeter.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.552 (574.2)

Б. Б. Махметов

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗМЕЩЕНИЯ РАСТЕНИЙ-ДОМИНАНТОВ В ПУСТЫННЫХ СООБЩЕСТВАХ СЕВЕРНОГО ПРИАРАЛЬЯ

B. B. MAKHMETOV. STATISTIC ANALYSIS OF PATTERN OF PLANTS-DOMINANTS IN DESERT COMMUNITIES OF NORTHERN CIS-ARAL TERRITORY

На примере изучения девяти пустынных сообществ показано, что соотношение контагиозности и случайности в размещении их доминантов изменяется в зависимости от влияния выпаса, пожара или в начальных стадиях формирования сообществ.

Выявление характера размещения растений-доминантов в сообществах в ходе сукцессий представляет значительный интерес для познания механизмов смен растительности (Василевич, 1969). Нами изучено размещение растений-доминантов в различных пустынных сообществах, составляющих последовательные стадии естественных и антропогенных смен растительности Северного Приаралья. Работа проводилась на Приаральском геоботаническом стационаре Института ботаники АН Казахской ССР, находящемся в 6 км севернее станции Чокусу Актюбинской обл.

Объектами исследования были девять сообществ. В пяти из них доминировала полынь серая *Artemisia terra-alba*. Это распространенные на обширном равнинном пространстве коренные эфемероидно-серополынные сообщества и возникшие в результате их нарушения серийные сообщества, одно из которых образовалось под влиянием выпаса, другое — пожара. Биюргуново-серополынное сообщество, представляющее собой начальную стадию формирования коренных серополынников, распространено на относительно засоленных участках, прилегающих к подошвенным частям чинков и занятых комплексной растительностью. Особое положение занимает разнотравно-злаково-серополынное сообщество, периодически выкашиваемое и относящееся к интрасериальной растительности степных логов.

В трех сообществах, расположенных на размытых, засоленных склонах чинков, доминировал биюргун *Anabasis salsa*; одно из этих сообществ относительно стабильное, другое нарушено выпасом и третье находится в начальной стадии формирования.

Саксаульчиковое сообщество (доминант — саксаульчик подушковидный *Arthrophyton pulvinatum*) находится на ровном участке, вытянутом вдоль бровки денудационной равнины, обрывающейся чинками к Аральскому морю.

Подробные сведения о структуре, ритмике и сменах растительных сообществ Северного Приаралья даны в работах Б. А. Быкова (1968), И. И. Щербининой (1971) и др.

В каждом сообществе производили систематический подсчет численности растений-доминантов в 256 смежных квадратах, составляющих сетку 16×16. Размеры элементарных квадратов подбирали в зависимости от мощности развития и густоты стояния растений-доминантов, а также с учетом того, чтобы пятна, образуемые последними, могли быть измерены в масштабе всей сетки. На основании полученных данных определяли следующие статистические показатели (по Грейг-Смиту, 1967):

1) характер зависимости дисперсии численности от размера блоков с 1, 2, 4,. . . 128 элементарными квадратами, где наличие пиков дисперсии соответствует размерам блоков, указывающих на существование пятен примерно с такой же средней площадью, т. е. на контагиозное размещение растений;

2) отношение дисперсии s^2 к средней численности растений на элементарном квадрате M и уровень значимости отличия этого отношения от единицы ($s^2/M-1$), показывающий вероятность совпадения полученного распределения с теоретическим распределением Пуассона;

3) критерий χ^2 и уровень его значимости, также характеризующий вероятность соответствия полученного эмпирического распределения численности растений на 256 элементарных квадратах теоретическому распределению Пуассона.

Результаты подсчетов (см. таблицу) показали, что относительно случайное размещение растений-доминантов, т. е. близкое к распределению Пуассона (вероятность соответствия равна 0.3—0.9), имеет место в следующих сообществах: саксаульчиковом, относительно стабильном биюргуновом и эфемероидно-серополынном, нарушенном пожаром.

Коренной эфемероидный серополынник отличается довольно высоким отклонением размещения полыни от случайного распределения, вероятность совпадения с которым в данном случае равна 0.02—0.1. Это, по-видимому, объясняется тем, что сообщество в пределах выбранной нами площадки несет в действительности некоторые следы угнетения как результат выпаса. Наличие контагиозного размещения доминантов в данных сообществах не выявляется, на что указывает отсутствие пиков в характере зависимости дисперсии от размера блоков.

В еще большей степени несоответствие случайному размещению особей доминантов выражено в таких нарушенных выпасом сообществах, как эфемероидно-кейреуково-серополынное, злаково-разнотравно-серополынное и биюргуновое. Вероятность возникновения случайного размещения особей доминантов в этих сообществах меньше 0.01. Здесь также наблюдается резкое возрастание дисперсии численности при увеличении размера блоков, что, очевидно, свидетельствует об образовании сложного сочетания пятен, сильно варьирующих по величине.

Размещение полыни серой и биюргуна в начальных стадиях формирования серополынников и биюргунников имеет вид примерно одинаковых пятен, средние размеры которых соответствуют размерам блоков с наибольшей дисперсией. Средняя величина пятен равна 80×40 и 160×160 см соответственно в биюргуново-серополынном и биюргуновом сообществах в начальной стадии их формирования. Сами пятна распределяются, видимо, приблизительно случайно по площади этих сообществ, так как наблюдаются довольно значительное уменьшение дисперсии численности и сохранение ее примерно на одном и том же уровне в последующих группах более крупных блоков. Другие критерии также указывают на неслучайный характер размещения доминантов в этих сообществах. Вероятность соответствия распределению Пуассона здесь колеблется в пределах 0.02—0.1.

В итоге можно видеть, что характер размещения растений-доминантов в пустынных сообществах Северного Приаралья в ходе сукцессий изменяется следующим образом:

1) в начальных стадиях формирования серополынников и биюргунников наблюдается контагиозное размещение особей растений-доминантов с относительно случайным распределением самих пятен примерно одинакового размера;

2) в более стабильных, сформировавшихся сообществах контагиозное размещение доминантов не выявляется, характер их размещения приближается к случайному;

3) нарушение сформировавшихся сообществ выпасом вызывает резкое изменение характера размещения доминантов в сторону отклонения от случайного и образования сложного сочетания пятен, сильно варьирующих по размерам.

Оценка отклонения от случайного размещения растений-доминантов в сообществах

Сообщества	Размеры элементарного квадрата, см	Зависимость дисперсии численности от размера блоков с числом элементарных квадратов								Отношение дисперсии к среднему $\frac{s^2}{M}$	Уровень значимости разности $\frac{s^2}{M}-1$	Критерий χ^2	Уровень значимости χ^2
		1	2	4	8	16	32	64	128				
Коренное эфемероидно-серополынное	20×20	0.72	1.48	3.09	6.63	17.68	60.34	166.27	961.60	0.85	0.05—0.1	6.41	0.02—0.05
Эфемероидно-серополынное, нарушенное пожаром	32×32	0.29	0.67	1.43	4.28	9.75	12.2	42.27	114.6	1.02	0.8—0.9	3.61	0.1—0.2
Эфемероидно-кейреуково-серополынное, нарушенное выпасом	32×32	1.44 0.28 *	3.33 0.66	9.81 1.53	27.44 2.90	87.20 8.19	190.7 14.11	800.0 14.23	3610.6 220.4	1.29 1.52	0.01 0.01	10.68 1.90	0.01 0.1—0.2
Биюргуново-серополынное в начальной стадии формирования	10×10	1.52	2.90	8.13	23.83	63.44	96.17	25.47	48.8	1.82	0.01	5.54	0.05—0.01
Разнотравно-злаково-серополынное	20×20	2.25	5.58	10.85	39.78	88.56	513.26	2074.5	12397.2	2.04	0.01	36.27	0.01
Биюргуновое, относительно стабильное	32×32	0.54	1.27	3.0	6.58	28.13	49.43	130.0	242.0	0.91	0.3—0.4	3.67	0.1—0.2
Биюргуновое, нарушенное выпасом	20×20	0.50	1.14	2.76	7.72	22.23	51.11	117.53	480.2	1.41	0.01	11.78	0.01
Биюргуновое в начальной стадии формирования	20×20	0.35	1.06	2.44	5.55	11.60	23.71	84.0	52.0	0.80	0.02—0.05	6.78	0.02—0.05
Саксаульчиковое	50×50	0.32	0.64	1.60	2.39	5.83	16.54	48.2	108.2	0.94	0.5—0.6	0.58	0.5—0.6

* Учитывалась также численность субдоминанта — кейреука *Salsola rigida*.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1968). Общие физико-географические условия и растительность Северного Приаралья. В кн.: Биоэкологические основы использования и улучшения пастбищ Северного Приаралья. Алма-Ата. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Щербинина И. И. (1971). Основные типы пастбищ Северного Приаралья. Тр. КазНИГМИ, 45.

Институт ботаники
АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 4 II 1977.

УДК 582.572 (477.75)

И. В. Крюкова, Ю. А. Лукс

НОВЫЕ ДАННЫЕ О *TULIPA BIFLORA* PALL. (*LILIACEAE*) В КРЫМУ

I. V. KRYUKOVA, Y. A. LUKSS. THE NEW DATA ON *TULIPA BIFLORA* PALL. (*LILIACEAE*) IN CRIMEA

Представлены новые данные о чрезвычайно редких в Крыму *Tulipa callieri* Halácsy et Levier и *T. koktebelica* Junge. На основании проведенного в природе анализа большого материала авторы пришли к заключению о том, что вследствие широкой изменчивости основных морфологических признаков этих видов их следует рассматривать как один вид — *T. biflora* Pall. Дана ботанико-географическая характеристика вновь открытого района произрастания *T. biflora* в Крыму; сделан вывод о его уникальности в связи со значительным участием переднеазиатского географического элемента в формировании его флоры и развитием растительных группировок типа переднеазиатской фриганы. Предложено район между долинами рек Козка и Отузка (южные отроги горы Эчкидаг) объявить ботанико-геологическим заповедником и присоединить к Карадагскому ландшафтно-геологическому заповедному комплексу, к которому он территориально примыкает.

Чрезвычайно редкие эндемичные крымские тюльпаны *Tulipa callieri* Halácsy et Levier и *T. koktebelica* Junge давно привлекают к себе внимание флористов и в числе первых были рекомендованы для включения в «Красную книгу» (Белоусова, Денисова, 1973; Красная книга, 1975; Лукс, Крюкова, Привалова, 1975). Однако гербарный материал по ним до сих пор оставался крайне скудным, далеко не достаточны и литературные сведения об этих видах (Halácsy et Levier, 1897; Юнге, 1916; Вульф, 1930; Введенский, 1935; Смирнов, 1965; Мордак, 1975; Лукс, Привалова, Крюкова, 1975).

В Ботаническом институте имени В. Л. Комарова АН СССР (БИН) хранится единственный экземпляр *T. callieri*, собранный В. Г. Траншелем близ Судака в 1914 г. Что касается *T. koktebelica*, то после А. Э. Юнге (1915 г.) гербарные сборы были сделаны лишь в 1957 и 1958 гг. П. А. Смирновым и студентками Е. Курченко и Н. Шведчиковой, когда само существование этого вида в Крыму уже ставилось под сомнение. Тюльпан был найден на сухих глинисто-щебнистых холмах к юго-востоку от горы Эчкидаг, близ санатория «Крымское приморье». Позднее, в 1973 г., *T. koktebelica* был собран, по-видимому, в том же месте группой ботаников Никитского ботанического сада (Н. И. Рубцов, Л. А. Привалова, В. М. Косых, И. В. Крюкова, Ю. А. Лукс), в 1976 г. — там же Е. В. Мордак. В 1974—1975 гг. в районе Судака (в окрестностях санатория ВВС) Косых собрала тюльпан, определенный ею как *T. callieri*. Таким образом, были повторены старые сборы А. Каллье и Траншеля из этого района. К большому сожалению, это местонахождение было вскоре уничтожено при строительстве новых зданий и дальнейшие тщательные поиски остались безрезультатными.

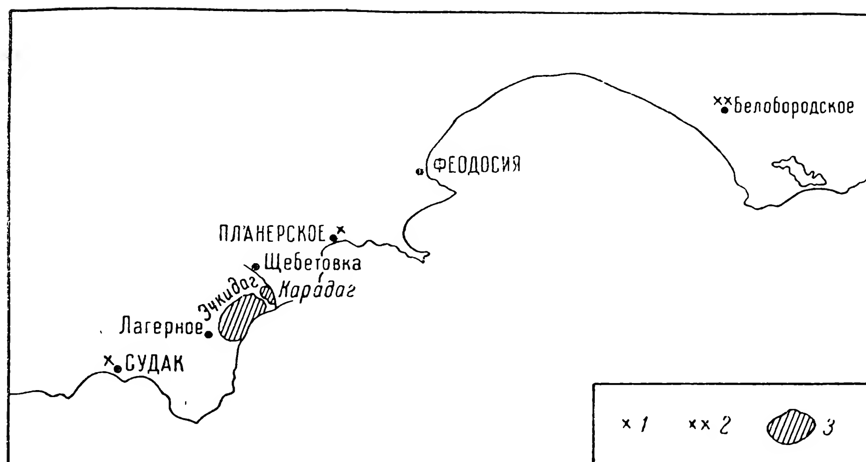


Рис. 1. Распространение *Tulipa biflora* Pall. в Крыму.

Местонахождения: *1* — по литературным и гербарным данным, *2* — по старым сборам (сейчас не обнаружен), *3* — новые.

Тюльпан Каллье известен до последнего времени лишь по первоописанию его авторов и экземпляру Траншеля. Е. В. Вульф во «Флоре Крыма» (1930) цитирует виденный им гербарный образец *T. callieri*, собранный Е. В. Шифферс на Керченском полуострове восточнее Феодосии в окрестностях с. Сарылар (ныне Белобородское) на приморском береговом склоне. Однако, кроме этого указания, никаких сведений о сарыларском местонахождении тюльпана Каллье пока не имеется.

Как и тюльпан Каллье, тюльпан коктебельский уже издавна является в Крыму большой редкостью. Юнге (1916) указывает, что, несмотря на долгие упорные поиски, ему удалось найти лишь два местонахождения этого вида в Коктебеле (сухие щебнисто-глинистые холмы на берегу моря). По его мнению, «особенно обильного материала по этому тюльпану (например, для издания) собрать, видимо, невозможно как благодаря очень небольшой площади его произрастания, так и в особенности сравнительной редкости его цветения, т. е. малому количеству цветущих растений среди нецветущих». Небезынтересно также и устное сообщение В. Н. Сарандинаки — большого знатока окрестностей Коктебеля, приведенное Смирновым (1965). Она считала (1960 г.), что тюльпан коктебельский исчез из этого классического местонахождения.

Таким образом, свежими гербарными сборами в настоящее время подтверждено только одно местонахождение этого вида, а именно сухие холмы близ санатория «Крымское приморье» южнее с. Щебетовка.

В 1974 г. авторами этой статьи было обнаружено несколько новых местонахождений тюльпана.[1] Район, где были сделаны эти находки, примыкает с запада к уже упомянутому выше местонахождению, расположенному близ санатория «Крымское приморье», и представляет собой южные склоны горы Эчкидаг от долины р. Чалка на востоке до Козской долины (в которой находится с. Лагерное, бывш. Козы) на западе (рис. 1). Таким образом, тюльпан обнаружен в двух урочищах, захватывающих полосу южного приморского склона шириной около 1 и протяженностью 5—6 км по береговой линии. Первое, восточное, где тюльпан коктебельский был найден в 1957—1958 и 1973 гг., а в последующие годы авторами было обнаружено еще шесть небольших изолированных его местонахождений, представляет собой весь массив Кокушкина мыса от долины р. Отузки на востоке до долины р. Чалка на западе, впадающей в бухту того же

[1] Знакомство с массовым живым материалом по тюльпану коктебельскому убеждает нас в необходимости присоединиться к мнению Е. В. Мордак (1975) и отнести весь крымский материал по этому виду к *T. biflora* Pall.

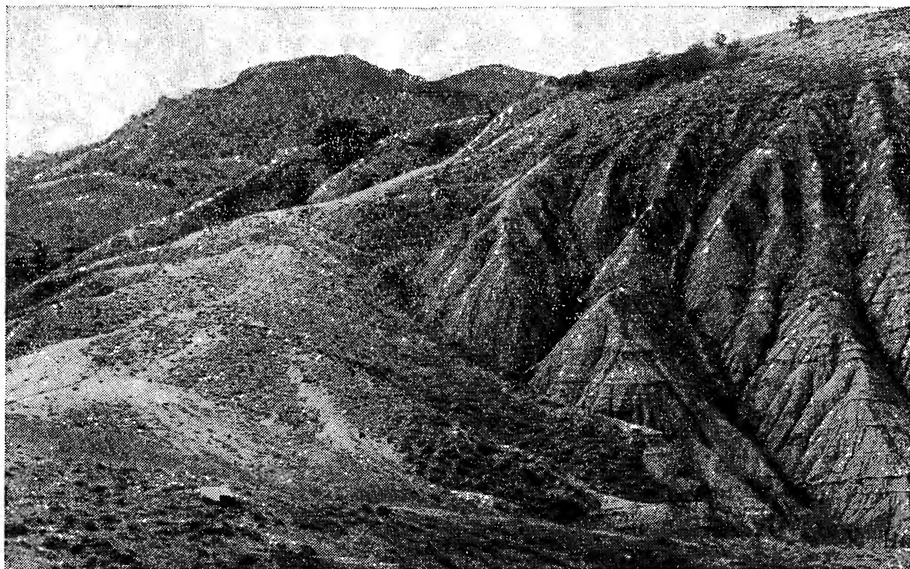


Рис. 2. Эродированные склоны приморских холмов — типичное местообитание *Tulipa biflora*.

названия. Второе урочище, значительно большее по площади, занимает весь южный склон горы Эчкидаг от долины р. Чалка на востоке до Козской долины.

Во втором урочище мы наблюдали *T. biflora* более чем в 10 пунктах. Местность здесь настолько своеобразна в ландшафтном, геоморфологическом и флористическом отношениях, что требует хотя бы краткого общего описания.

А. С. Моисеев (1937), Б. Ф. Добрынин (1938) и В. П. Зенкевич (1938) указывают, что весь этот район сложен породами верхней и средней юры: это — верхнеюрские известняки (вершина горы Эчкидаг) и конгломераты, а также легко разрушаемая толща глинистых сланцев. Наиболее характерной геоморфологической чертой района, по Зенкевичу (1938), является широкое развитие континентальных террас, склоны которых сильно расчленены эрозией и изрезаны массой оврагов.

В настоящее время это чрезвычайно живописная пустынная страна. Она образована глубокими каньонообразными оврагами (около 50—80 *м* глубиной) с почти голыми серыми, очень крутыми и обрывистыми склонами, состоящими из глинистых сланцев, с прослойками красноватых от окислов железа песчаников (рис. 2). Все местонахождения тюльпана приурочены к южным приморским отрогам сильно эродированных террас и расположены на высоте от 4—5 до 150 м над ур. моря. Интересно отметить, что здесь *T. biflora* всюду растет на продуктах выветривания древних глин и песчаников келловея (низы верхнеюрской толщи [2]). Этот факт примечателен тем, что келловейские отложения встречаются только в двух пунктах горного Крыма — в районе между Судаком и Феодосией, а также близ Балаклавы (Моисеев, 1937; Муратов, 1937). Возможно, что все указанные ранее местонахождения тюльпанов Каллье и коктебельского тоже связаны с выходами келловейских сланцев. Так, Траншель собирал тюльпан «на холмах из глинистого сланца» в Судаке, Юнге описал свой тюльпан со «щебнисто-глинистых холмов» в Коктебеле. Наша находка тюльпана на эчкидагских холмах свидетельствует о реальной возможности его произрастания и в других местах выхода

[2] Образцы пород из мест произрастания тюльпана были определены специалистами Крымского института минеральных ресурсов Б. И. Ивановым и В. Ф. Поповым, которым авторы приносят глубокую благодарность.

келловейских толщ — восточнее Судака (включая мыс Меганом), восточнее Коктебеля (ныне Планерское) — до мыса Ильи, а также в районе Балаклавы.

Растительность описываемого района отличается большим своеобразием. В направлении от вершины горы Эчкидаг через террасы, ступенчато спускающиеся вниз к морю, наблюдается яркая картина дегрессии растительности, вызванная, по-видимому, неумеренным выпасом скота и последовавшей за ним интенсивной эрозией горных склонов. Вершины горы Эчкидаг (680 м над ур. моря) покрыты лесом из *Quercus pubescens* [3] с участием *Pistacia mutica*, *Juniperus oxycedrus*, *Cornus mas* и др. На одной из вершин Сарандинаки (1925) нашла *Pinus pallasiana*.

На террасах, расположенных значительно ниже (100—150 м над ур. моря), лес уже отсутствует, уступив место небольшим фрагментам шибляковых сообществ, которые приурочены здесь лишь к понижениям рельефа. Основу этих сообществ составляют те же *Quercus pubescens* и *Pistacia mutica*, вместе с которыми единично встречаются очень старые древовидные экземпляры *Juniperus oxycedrus*. Кроме того, здесь произрастают *Pyrus elaeagrifolia*, *Crataegus orientalis*, *C. curvisepala*, *Amelanchier rotundifolia*, *Paliurus spina-christi*, несколько видов *Rosa* и иногда *Jasminum fruticans*. Однако вне депрессий рельефа на плоских поверхностях террас явно преобладают не шибляковые, а фриганоидные сообщества, слагаемые кустарничками и полукустарничками с участием некоторых травянистых ксерофитов. Здесь распространены тимьянниково-типчаковые сообщества, часто со значительным участием разнотравья; местами — ковыльно-разнотравные группировки. Из числа кустарничков, полукустарников и полукустарничков наиболее распространены *Thymus callieri*, *Th. tauricus*, *Hedysarum tauricum*, *Genista albida*, *Ephedra distachya*, *Fumana procumbens*, *Helianthemum canum*, *Teucrium polium*, *T. chamaedrys*, *Scutellaria orientalis*. Несколько реже встречается *Tragacantha arnacantha*, *Artemisia lercheana*, *Linum tauricum*. Среди многолетних трав своим обилием заметно выделяются злаки: *Festuca rupicola*, *Agropyron ponticum*, местами — *Stipa lessingiana*, *S. longifolia*, *Bothriochloa ischaemum*. В разнотравье заметную роль играют *Jurinea stoechadifolia*, *J. sordida*, *Linosyris villosa*, *Asperula galioides*, *Veronica taurica*, *Stachys acanthodonta*, *Astragalus subulatiformis*, *A. rupifragus*, *Taraxacum erythrospermum*, *Linum euxinum*, *L. tenuifolium*, *Iris pumila*, *Scorzonera mollis*. Изредка попадаются *Asphodeline taurica*, *Phlomis taurica*, *Rumia crithmifolia*. Весной местами образуют аспект эфемероиды — *Muscari racemosum*, *Crocus susianus*, *Ornithogalum fimbriatum*; встречается очень редкий *Colchicum ancyrense*.

Как видно из приведенного перечня, здесь наряду с гемиксерофитами и нагорными ксерофитами значительное участие в сложении растительных группировок принимают степные виды.

Особый интерес представляет растительность наиболее эродированных элементов рельефа (от 70—80 м над ур. моря до литоральной полосы), являющихся результатом разрушения террас, так как именно на них сосредоточены почти все местонахождения тюльпана. Здесь широкое распространение имеет растительность типа фриганы, а в целом ландшафт носит пустынный характер. Растительность крайне разреженная, часто невозможно выделить растения-доминанты. Преобладают ксероморфные, часто подушковидные кустарники и полукустарники, отчасти — многолетние травы. Наиболее характерными растениями являются *Camphorosma monspeliaca*, часто образующая камнеобразные подушки, *Atraphaxis replicata* (подушкообразные кусты), *Capparis spinosa*, местами — *Tragacantha arnacantha*, *Seseli gummiferum*, *Artemisia lercheana*, *Lamyra echinocephala*, *Trigonella cretacea*. Из злаков характерны *Agropyron ponticum* и *Elytrigia scythica*, местами — *Poa bulbosa* var. *vivipara*. Довольно часто встречаются *Astragalus utriger*, *A. suprapilosus*, *Pimpinella lithophila*, на менее крутых

---

[3] Названия видов приводятся по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

склонах — *Hedysarum tauricum*, *Linum tauricum*, *Onosma tauricum*, *O. polyphyllum*, *Melilotus tauricus*.

Ранней весной (март—начало апреля) легко заметить, что на этих, на первый взгляд безжизненных, склонах много эфемероидов и эфемеров. В это время здесь цветут *Tulipa biflora*, *Gagea taurica*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Alyssum hirsutum*, *Clypeola jonthlaspi*, *Cerathocephala testiculata*, *C. falcata*, *Crucianella angustifolia*, *Muscari racemosum*, *Crocus susianus* и др. Обращает на себя внимание частая встречаемость здесь редких в Крыму эфемерных переднеазиатских астрагалов *Astragalus striatellus* и *A. oxyglottis*.

Склоны с такой изреженной пустынной растительностью спускаются к морю, где появляются специфические растения, свойственные засоленному субстрату. По берегу моря, а иногда и в нижней части эродированных холмов встречаются заросли редкого в Крыму типично пустынного вида *Nitraria schoberi*. Из других пустынных видов здесь обитают *Zygophyllum fabago*, *Petrosimonia brachiata*, *Kochia prostrata*, *Limonium meyeri*, *Elytrigia ruthenica*. На приморских песках встречается *Elymus sabulosus*.

Самыми характерными растениями эчкидагского ландшафта являются, кроме указанных выше пустынных видов (*Camphorosma monspeliaca*, *Atraphaxis replicata*, *Artemisia lercheana*, *Nitraria schoberi*), такие нагорные ксерофиты, как *Tragacantha arnacantha*, *Pimpinella lithophila*, *Seseli gummiferum*, *Agropyron ponticum*.

Фригана как тип растительности хотя и имеет место в Крыму, представлена здесь довольно слабо, фрагментарно. Н. И. Рубцов (1958) к этому типу относит сообщества с преобладанием *Teucrium polium*, *Thymus callieri*, *Th. tauricus*, *Tragacantha arnacantha*, *Helianthemum orientale*, *Genista albida* и др.[4] Такие фриганоидные группировки часто приурочены к крутым щебнистым склонам и встречаются спорадически, сравнительно небольшими участками по всему горному Крыму.

Исследование растительности эродированных склонов горы Эчкидаг подтвердило существование фриганы в Крыму. Кроме того, оно показало, что здесь имеется особый эколого-географический ее вариант, ранее неизвестный в Крыму, близкий по видовому составу к фриганникам Передней и Средней Азии. Он характеризуется значительным обилием пустынных, а также пустынно-степных передне- и среднеазиатских видов, обитающих в крайне ксеротермических условиях. По видовому составу и сложению фриганники района горы Эчкидаг ближе не к типично средиземноморской, а к переднеазиатской фригане, которую описал А. Л. Тахтаджян (1972). Эта близость выражается не только в общей структуре данных сообществ, в наборе аналогичных жизненных форм, но и в наличии некоторых общих родов и даже видов. Одним из таких общих видов является и *T. biflora* — характерный компонент фриганы «скелетных гор» Южной Армении. На сходство растительных сообществ приморских отрогов Эчкидага с фриганой эродированных скелетных гор Южной Армении указывает анализ ареалов видов, слагающих эти сообщества.

Прежде всего обращает на себя внимание обилие видов, имеющих связи с Передней Азией. Их насчитывается около 50 (38%). Нередко они доминируют в сообществах. К ним относятся типично переднеазиатские виды: *Astragalus striatellus*, *A. oxyglottis*, *Matthiola odoratissima*, *Galium tauricum*; виды более широкого ареала — средиземноморско-переднеазиатские: *Pistacia mutica*, *Camphorosma monspeliaca*, *Capparis spinosa*, *Melica taurica*, *Ziziphora capitata* и др.; европейско-средиземноморско-переднеазиатские: *Fumana procumbens*, *Jasminum fruticans*, *Glaucium corniculatum*, *Bombycilaena erecta*. Кроме того, встречаются виды, ареалы которых включают не только Средиземноморье (в узком смысле) и Переднюю Азию, но и Евразиатскую степную область[5] (*Atraphaxis replicata*,

---

[4] Пользуясь случаем, авторы приносят благодарность профессору Н. И. Рубцову за ценные консультации.

[5] Географические элементы приняты нами по Рубцову (1973), географическая квалификация видов дана по рукописным материалам Рубцова, Приваловой и Крюковой.



Рис. 3. *Tulipa biflora.*

а — один из участков обильного произрастания; *б* — цветок, снятый крупным планом.

Nitraria schoberi, *Astrodaucus orientalis*, *Poa bulbosa* var. *vivipara*, *Bothriochloa ischaemum* и др.).

Второй по численности является группа видов, эндемичных для Крыма или обладающих узкими дизъюнктивными циркумэвксинскими ареалами. К ней относится около 40 видов (30%). Кроме 13 эндемов (*Thymus callieri*, *Th. tauricus*, *Astragalus suprapilosus*, *Tragacantha arnacantha*, *Scutellaria orientalis*, *Genista albida*, *Veronica taurica*, *Rumia crithmifolia*, *Seseli gummiferum*, *Stachys acanthodonta*, *Pimpinella lithophila*, *Elytrigia scythica*, *Jurinea sordida*), в эту группу входят 12 крымско-кавказских видов (*Agropyron ponticum*, *Lamyra echinocephala*, *Astragalus utriger*, *Oxytropis pallasii*, *Trigonella cretacea*, *Onosma polyphyllum* и др.), а также виды с другими типами черноморской дизъюнкции ареала (*Zerna cappadocica*, *Hedysarum tauricum*, *Melilotus tauricus*, *Colchicum ancyrense*, *Onosma tauricum* и др.).

Третья по численности группа — виды с евразиатским степным типом ареала, главным образом понтическим и понтическо-казахстанским:

Festuca rupicola, *Artemisia lercheana*, *Astragalus rupifragus*, *Jurinea stoechadifolia*, *Scorzonera mollis*, *Iris pumila* и др. Вместе с переходными средиземноморско-евразиатскими видами она составляет около 28 видов (22%).

Остальные виды (10%) относятся к числу средиземноморских и европейско-средиземноморских (*Juniperus oxycedrus*, *Amelanchier rotundifolia*, *Ornithogalum flavescens*, *Ranunculus illyricus* и др.).

Обращает на себя внимание почти полное отсутствие видов, свойственных гумидным областям Евразии (из них отмечены только европейский *Crataegus curvisepala* и западно-палеарктический *Myosotis micrantha*).

Вся флора района явно ксерофильная, близкая к переднеазиатской, богатая эндемиками Крыма и видами с узкими ареалами.

На территории второго урочища (западного) нами отмечено 10 участков, где тюльпан образует «пятна» площадью около 20—100 м^2 с большой густотой стояния растений (рис. 3). В некоторых случаях это чистые заросли тюльпана — синузии. Подобную картину авторы наблюдали и в пределах первого (восточного) урочища, где насчитывается 8 участков, или «пятен». Общий характер участков совершенно одинаков.

Подсчеты, произведенные на семи участках, дали следующие результаты: на 1 м^2 площади отмечено 98, 100, 57, 63, 117, 151 и 140 экземпляров тюльпана. Эти участки обычно приурочены к местам образования глинистого мелкозема, хотя в ряде случаев почва довольно щебнистая. Большинство участков расположено на самом краю активно развивающихся оврагов. Часто ясно видно, как смытые ливневыми потоками глыбы земли вместе с тюльпанами переместились в нижнюю часть склона и там растения развиваются не хуже, чем на прежнем месте.

По высоте (в метрах над ур. моря) участки обильного произрастания тюльпана расположены следующим образом: 150, 130, 90, 75, 70, 50, 50, 50, 30, 5. В небольшом числе экземпляров тюльпан встречается и во многих других местах на мелкоземистых выступах и террасах сильно эродированных склонов, спускающихся к морю.

Почти на всех отмеченных площадках растительность имеет очень небольшое проективное покрытие (10—30%), набор произрастающих совместно с тюльпаном видов весьма ограничен. Это *Agropyron ponticum*, *Camphorosma monspeliaca*, *Artemisia lercheana*, *Elytrigia scythica*, *Astragalus oxyglottis*, *Pimpinella lithophila*, *Seseli gummiferum*, *Cerathocephala testiculata*, *C. falcata*, *Cerastium glutinosum*, *Gagea taurica*, *Ornithogalum flavescens*, *Thymus tauricus*, *Alyssum tortuosum*, *Jurinea stoechadifolia*, иногда *Nitraria schoberi*. Тюльпан на этих площадках, как правило, является доминантом. Примером подобной ассоциации может служить площадка 10×10 м южной экспозиции, расположенная в верхней части эродированного холма (высота над уровнем моря 90 м). Почва — глинистая, мелко растрескавшаяся на поверхности. Общее проективное покрытие 25—30%. Главную роль в ассоциации играют *Tulipa biflora* (cop), *Agropyron ponticum* (sp), *Camphorosma monspeliaca* (sp gr), *Jurinea stoechadifolia* (sp). Остальные виды встречаются значительно реже (sol): *Atraphaxis replicata*, *Hedysarum tauricum*, *Artemisia lercheana*, *Festuca rupicola*, *Pimpinella lithophila*, *Seseli gummiferum*, *Astragalus oxyglottis*, *A. rupifragus*, *Alyssum tortuosum*, *Cerathocephala falcata*, *C. testiculata*, *Scorzonera mollis*. За пределами площадки отмечены *Matthiola odoratissima* (un), *Capparis spinosa* (un), *Poa bulbosa* var. *vivipara* (sol), *Nonnea pulla* (un).

Описания других площадок близки к этому и отличаются лишь деталями. В ряде случаев возрастало до sparse обилие *Artemisia lercheana*, *Astragalus oxyglottis*, *Thymus tauricus*, *Poa bulbosa* var. *vivipara*, *Festuca rupicola*, *Linosyris villosa*, *Melilotus tauricus*.

Единственным примером сообщества, в котором тюльпан произрастал в довольно густом травостое, является разнотравно-мятликовая ассоциация, описанная нами на плоской вершине одного из эродированных приморских холмов нижнего яруса. Высота над уровнем моря — 30 м; почва рыхлая, глинистая, слегка каменистая; общее проективное покрытие 80—90%. Доминантом является *Poa bulbosa* var. *vivipara* (cop). Значи-



Рис. 4. Варьирование морфологических признаков у *Tulipa biflora*.

тельное участие в сложении ассоциации принимают *Agropyron ponticum* (cop gr) и *Tulipa biflora* (cop gr). Обильно (sparse) встречаются следующие виды: *Festuca rupicola*, *Artemisia lercheana*, *Astragalus oxyglottis*, *Scorzonera mollis*, *Cerastium glutinosa* (sp-cop gr), *Linosyris villosa*, *Alyssum hirsutum*. За пределами площадки произрастают также *Hedysarum tauricum* (sol-sp gr), *Astragalus subulatiformis* (sol), *A. onobrychis* (sol), *Scabiosa argentea* (sol), *Thymus tauricus* (sol-sp). Основное покрытие почвы дает *Poa bulbosa* var. *vivipara* (высота дерновинок до 1 см). Общая высота травостоя — 5—10 см; на этом фоне выделяются кустики *Artemisia lercheana* (15—20 см) и дернины *Festuca rupicola*. На месте, где произошел смыв верхнего слоя почвы вместе с травяным покровом, наблюдаются чистые заросли тюльпана (cop_3).

Количество цветущих растений на всех площадках было значительным, что расходится с данными Юнге (1916), отмечавшего малочисленность цветущих экземпляров. Так, например, на площадке, расположенной на высоте 150 м над ур. моря, на 1 м^2 отмечено 117 растений тюльпана, из них цветущих — 84, нецветущих — 33. На высоте 130 м над ур. моря на 1 м^2 — 80 цветущих растений и 71 нецветущее. По нашим наблюдениям, взрослые растения *T. biflora* цветут не ежегодно; все экземпляры, у которых сохранились прошлогодние сухие коробочки, не цвели.

В природных условиях у тюльпана ежегодно образуется единственная замещающая луковица. Не обнаружено ни одного случая возникновения дочерних луковиц. Таким образом, наблюдавшиеся популяции *T. biflora* имеют исключительно семенное происхождение. Жизненность растений на всех участках высокая. Среди нецветущих экземпляров много сеянцев разного возраста, однако их точный подсчет затрудняется тем, что все нецветущие растения имеют только по одному листу, независимо от того, являются ли они сеянцами или уже цвели и плодоносили в предыдущем году. Уточнить это можно, только выкопав растение. Но и таким путем нельзя установить абсолютный их возраст, так как старые луковицы выносятся растущими молодыми листьями на поверхность земли и сбрасываются (нами наблюдались растения, еще не освободившиеся от остатков старой луковицы, вынесенной на поверхность).

Количество отмерших луковиц у цветущих растений различно (рис. 4). Помимо одной живой луковицы, выкопанные растения имели от одной до трех отмерших луковиц.

Во многих случаях ниже луковицы, образовавшей цветок и листья текущего года, наблюдался идущий вглубь столон с более или менее обозначившейся молодой луковичкой на конце (рис. 4). Несомненно, что именно таким образом происходит естественное заглубление луковиц тюльпана. Такое наблюдение особенно интересно в связи с тем, что по описанию Юнге (1916) наличие подземных столонов с молодой луковичкой является одним из характерных признаков *T. koktebelica*, отличающим его от *T. callieri*. Способность развивать подземные столоны свойственна растениям всех изученных нами популяций. Отсутствие подобных наблюдений у Юнге и других авторов объясняется малым количеством материала, имевшегося в их распоряжении.

Наблюдение значительного количества цветущих и плодоносящих экземпляров тюльпана в природе указывает, что большинство морфологических признаков (в том числе и тех, которые составляют видовые отличия *T. koktebelica* от *T. callieri*) чрезвычайно варьирует. Измерения, сделанные в фазе цветения растений, показали следующее: высота надземной части растений изменяется от 2.5—3 до 16.6 см даже в пределах одной и той же площадки. Чаще всего она составляет 6—7 см.

ТАБЛИЦА 1

Варьирование морфологических признаков *Tulipa biflora* (при случайном подборе растений)

Общее число измеренных растений	Морфологические признаки			
	Число цветков на одном растении			
124	1-цветковых растений 100	2-цветковых растений 23	4-цветковых растений 1	
	Размеры долей околоцветника (см)			
	Наружных		Внутренних	
40	длина 1.3—2.8 (преобл. 1.7—2.2)	ширина 0.3—0.7 (преобл. 0.5—0.6)	длина 1.4—2.9 (преобл. 1.7—2.2)	ширина 0.6—1.4 (преобл. 0.9—1.2)
	Размеры коробочек (в см)			
95	длина 1.1—2.3 (преобл. 1.3—1.5)		ширина 0.9—1.4 (преобл. 1.1—1.2)	
	Размеры нижнего листа (в см)			
40	длина 3.6—17 (преобл. 5—10)		ширина 0.6—2 (преобл. 0.8—1.4)	

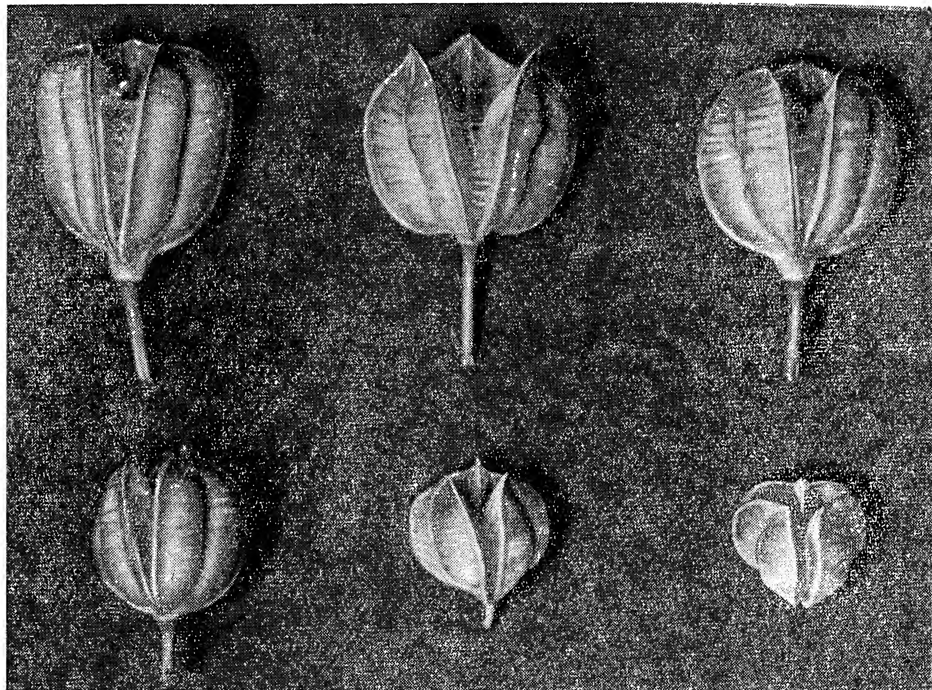


Рис. 5. Изменчивость величины и формы коробочки *Tulipa biflora*.

Количество цветков, по нашим данным, колеблется от одного до четырех; Смирнов (1965) обнаружил растения с пятью цветками. Такие многоцветковые (с тремя или четырьмя цветками на одном цветоносе) растения встречаются очень редко — на всех десяти площадках нами было отмечено (в 1976 г.) только пять четырехцветковых растений и два трехцветковых. В массе на всех участках преобладали одноцветковые растения (табл. 1).

Весьма изменчивы также величина, форма и окраска листочков околоцветника. Окраска внешней стороны наружных долей околоцветника в фазе полного цветения обычно розовато-серо-зеленая, но у некоторых особей она серовато-зеленая, иногда с синеватым или сизоватым оттенком; у других же — почти пурпурная, с небольшой примесью серого и зеленого оттенков. У стареющих цветков в общей окраске преобладают розовато-пурпурные тона. Найдены экземпляры с розоватой окраской внутренних листочков околоцветника у молодых цветков, что раньше никем не наблюдалось. Обычно цветки изнутри белые, с более или менее выраженным желтым пятном при основании листочков околоцветника.

Зрелые коробочки очень разнообразны по форме и размерам (рис. 5, табл. 1). Как правило, они широкояйцевидные, хотя изредка встречаются мелкие шаровидные (3 коробочки из 95 измеренных) и крупные широкоцилиндрические (7 из 95). Весьма различные по величине и форме коробочки наблюдались даже в пределах одной и той же популяции у растений, находящихся всего в нескольких метрах друг от друга. Створки зрелых коробочек светлые, желтовато-коричневатые, в верхней части — с коричневыми поперечными морщинками (этот признак в диагнозах не указывался).

Весьма варьируют длина и ширина листьев (табл. 1). Листья растений одной и той же популяции часто различны по степени изогнутости (рис. 4) — имеются все переходы от сильно изогнутых (почти кольцевидно) до прямых. Встречаются, однако, и популяции, в которых сотни растений имеют в одинаковой степени кольцевидно изогнутые листья.

Изучение *T. biflora* в природных условиях показывает, что изменчивость многих признаков в ряде случаев может быть объяснена влиянием факторов окружающей среды. Так, самые длинные листья и цветоносы, а также наиболее крупные цветки отмечены у экземпляров, растущих на очень рыхлой почве непосредственно под нависающими над краем оврага дернинами злаков, то есть в условиях притенения и лучшего увлажнения. Самые мелкие экземпляры растут на сильно щебнистых местах с уплотненной почвой. Однако такие признаки, как форма коробочки, окраска листочков околоцветника, степень изогнутости листьев, варьируют в пределах одной и той же популяции независимо от условий произрастания.

Таким образом, количественные признаки, положенные в основу разграничения *T. koktebelica* и *T. callieri* (табл. 2), весьма варьируют и не могут считаться достаточными для выделения двух самостоятельных видов. По-видимому, их авторы из-за отсутствия достаточного количества живого материала описали в качестве самостоятельных видов различные экотипы одного и того же вида тюльпана. Мы разделяем точку зрения Мордак (1975) и относим этот вид к *T. biflora*. Знакомство с гербарными образцами *T. biflora* из Армении, любезно предоставленными в наше распоряжение Э. Ц. Габриэлян, утверждает нас в этих выводах. Крымские растения практически неотличимы от армянских, собранных в окрестностях Еревана и определенных как *T. polychroma* Stapf. Последний вид в настоящее время объединяют с *T. biflora* (Тахтаджян, 1972; Мордак, 1975).

Таким образом, единственный известный в настоящее время в Крыму район произрастания *T. biflora* является самым западным, изолированным местонахождением этого ирано-туранского вида, быстро сокращающего свой ареал, и нуждается в срочной охране.

ТАБЛИЦА 2

Сопоставление морфологических признаков *Tulipa callieri* и *T. koktebelica*, данных в диагнозах их авторами, с результатами наших наблюдений в природе

Признак	Литературные данные		Наши наблюдения
	T. callieri	*T. koktebelica*	
Количество цветков	1, чрезвычайно редко 2	1 или 2, реже 3	1—2, редко 3, 4
Околоцветник			
длина, см	1.3—1.7	2—3	1.3—2.9
окраска наружных листочков	Зеленовато-сероватая (с синеватым оттенком)	Зеленоватая (в нижней части), фиолетово-коричневая	Розовато-серозеленая, иногда с синеватым оттенком; редко почти пурпурная
Коробочка форма	Почти округлая, «как горошина»	—	От трехгранно-шаровидной до трехгранно-широкоцилиндрической
Лист			
длина, см	4—4.5	6—20	3.6—17
ширина, см	0.7—1	0.6—2	0.6—2
опушенность края	Редкая, мелкоресничатая	Отсутствует, иногда редкая, мелкоресничатая	Редкая, мелкоресничатая или отсутствует
Луковица			
число луковиц	Часто 2, одна над другой	1, часто с подземным ростком (столоном) с молодой луковичкой на конце	1—4, часто столон с молодой луковичкой
Опушение чешуй	Густо шерстистое, розовато-рыжее	Внутри слабо белесовато-длинно-паутинистое или (за исключением верхушки) отсутствует	Густо шерстистое, рыжевато-розовое или розоватое

Учитывая своеобразие флоры и растительности данного района, его уникальность в Крыму, мы считаем, что он должен быть полностью заповедан (с обязательным сохранением пляжной полосы и прилегающей акватории). Здесь следует создать ботанико-геологический заповедный комплекс, территориально связанный с недавно образованным Карадагским геолого-ландшафтным заповедником.

T. biflora заслуживает пристального внимания не только систематиков, но и цветоводов, о чем писал еще В. П. Малеев (1930). Одновременно с мерами, направленными на сохранение тюльпана в природе, должны быть приняты меры по его введению в культуру и использованию для целей селекции. Первые опыты по культивированию этого редкого растения (из семян) успешно предпринимаются авторами в Никитском ботаническом саду.

ЛИТЕРАТУРА

Белоусова Л. С., Л. В. Денисова. (1973). Редкие и исчезающие растения СССР (Материалы к «Красной книге редких и исчезающих видов СССР»). В кн.: Научные основы охраны природы, II. М. — Введенский А. И. (1935). Род *Tulipa* L. В кн.: Флора СССР, IV. — Вульф Е. В. (1930). Флора Крыма, 1, 3. — Добрынин Б. Ф. (1938). Характер берегов Восточного Крыма от Меганома до Карадага. Уч. зап. МГУ, 19, География. — Зенкевич В. П. (1938). Геоморфологические наблюдения на побережье Восточного Крыма (на участке Карадаг—Меганом). Уч. зап. МГУ, 19, География. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова, Л. А. Привалова. (1975). Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 3 (28). — Лукс Ю. А., Л. А. Привалова, И. В. Крюкова. (1975). Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны (ротапринт). Ялта. — Малеев В. П. (1930). Декоративные растения крымской флоры. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 5. — Моисеев А. С. (1937). Географический и геологический очерк Крыма. В кн.: Междунар. XVII геологич. конгресс. Южная экскурсия. Крымская АССР. — Мордак Е. В. (1975). О крымских тюльпанах *Tulipa callieri* Halácsy et Levier и *T. koktebelica* Junge. Нов. сист. высш. раст., 12. — Муратов М. В. (1937). Геологический очерк восточной оконечности Крымских гор. Тр. Моск. геол.-развед. инст. им. Орджоникидзе, 7. — Рубцов Н. И. (1958). Краткий обзор типов растительности Крыма. Бот. ж., 43, 4. — Рубцов Н. И. (1973). Опыт классификации географических элементов флоры Крыма. В кн.: Проблемы биоценологии, геоботаники и ботанической географии. — Сарандинаки В. Н. (1925). Конспект доклада, сделанного 14 IV 1925 на общем собрании Феодосийского отделения Российского общества по изучению Крыма. Крым [общественно-научный журнал], 1. — Смирнов П. А. (1965). Критические заметки о крымских растениях. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70. 3. — Тахтаджян А. Л. (1972). Ботанико-географический очерк Араратской котловины. В кн.: Флора Еревана, 2. — Юнге А. Э. (1916). Новый тюльпан из Крыма. Тр. Бот. муз. Акад. наук, 16. — Halácsy E., E. Levier. (1897). Jahrenkatalog. Wien.

Государственный Никитский
ботанический сад,
Ялта.

Получено 6 VI 1977.

УДК 581.5 : 581.524.44 (571.651)

С. А. Баландин

СУХИЕ ЩЕБНИСТЫЕ ГОРНЫЕ ТУНДРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧУКОТКИ (ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, АНАЛИЗ ФЛОРОЦЕНОТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА). II[1]

S. A. BALANDIN. DRY RUBLE MOUNTAIN TUNDRAS (FELL-FIELDS) OF CENTRAL CHUKOTKA (ECOLOGO-PHYTOCOENOLOGICAL CHARACTERISTICS, ANALYSIS OF FLORISTIC COMPLEX). II

Географический анализ флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки показал, что основную роль в его формировании сыграли ангаридские криофитные горные элементы и их берингийские дериваты. По сравнению с флорой Центральной Чукотки в целом доля циркумполярных видов резко уменьшается (33.7% во всей флоре, 19.7% — в данном комплексе); более чем вдвое (с 14.1% до 28.8%) увеличивается роль берингийских видов; доля сибирских и восточносибирских видов возрастает в 1.5 раза (12% во всей флоре, 18.2% — в комплексе). Значительно повышается в исследованном комплексе роль аркто-альпийских видов (63.7% против 42.2% во флоре Центральной Чукотки в целом). Биологический анализ показал резкое увеличение доли подушковидных растений в изучаемом комплексе (25.7%, а во всей флоре — 5.6%). В этот комплекс, включающий 15.5% видов флоры Центральной Чукотки, входит 71% всех подушковидных растений флоры.

Географический анализ

Составляя спектры географических элементов сравниваемых флористических комплексов, мы использовали принцип биогеографических координат (Юрцев, 1968). Этот принцип особенно применим к северным флорам, имеющим более или менее непрерывное циркумполярное распространение.

Основными сводками, использованными нами при подборе материалов по ареалам видов флоры Центральной Чукотки, были работы Хультена (Hultén, 1964, 1968, 1971а, б, 1973), Порсилда (Porsild, 1964), «Арктическая флора СССР» (1960—1975) и ряд других источников.

Учитывая специфику района исследований, во флоре Центральной Чукотки мы выделяем следующие долготные группы видов:[2] 1) циркумполярные и почти циркумполярные (Ц);[3] 2) евразиатские (Е); 3) евразиатско-западноамериканские (Е-ЗА); 4) европейско-американо-чукотские (ЕВ-А-Ч); 5) сибирские, включая Урал (С); 6) сибирско-западноамериканские (С-ЗА); 7) сибирско-американские (С-А); 8) восточносибирские (ВС); 9) восточносибирско-западноамериканские (ВС-ЗА); 10) восточносибирско-американские (ВС-А); 11) чукотские (Ч); 12) чукотско-западноамериканские (Ч-ЗА); 13) чукотско-американские (Ч-А).

Нами выделены следующие широтные группы видов флоры Центральной Чукотки: 1) арктические (АР); 2) аркто-альпийские (АР-АЛ); 3) гипоарктические (ГА) — виды умеренной («низкой») Арктики и северной части таежной зоны; 4) гипоаркто-монтанные (ГА-М) — распространены как предыдущие и, кроме того, присутствуют в южных горных системах (обычно в верхней части лесного пояса, в подгольцовом поясе и в нижней части гольцового — Становое нагорье, Хамар-Дабан, Саяны, Алтай, Кавказ, Карпаты, Альпы, Сихотэ-Алинь, Дуссэ-Алинь, горы Сахалина и Японии, южные Курилы, горы основной части США); 5) аркто-бореальные (АР-БР) — в таежной зоне распространены очень широко, большей частью до южных пределов; 6) аркто-бореально-монтанные (АР-БР-М) — распространены, как виды предыдущей группы, а южнее

[1] Сообщение I см.: «Ботанический журнал», 63, № 4.

[2] Разделение на географические группы выполнено нами совместно с В. Ю. Разживиным и А. К. Сытиным при консультации и под руководством Б. А. Юрцева.

[3] В данном разделе в скобках даны условные обозначения долготных и широтных географических групп, приводимые в табл. 1 и 2.

ведут себя как монтанные виды (в верхних поясах гор); 7) бореальные (БР) — распространены в таежной зоне, в Арктике — одиночные находки.

Большая доля во флоре Центральной Чукотки приходится на циркумполярные и почти циркумполярные виды (33.7% — табл. 1). Во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр роль их значительно снижается (19.7%), так же впрочем, как и других видов с широким долготным распространением (ср. группы Е, Е-ЗА, С-А). В хионофильном комплексе роль циркумполярных и почти циркумполярных видов несколько увеличивается по сравнению с флорой в целом. В изученном нами хионофобном комплексе возрастает роль видов сибирского сектора (группы С и ВС — 18.2% против 12 во всей флоре). Если добавить к ним виды, лишь слегка выходящие за пределы сибирского сектора (С-ЗА и ВС-ЗА — сибирская часть ареала остается основной), то можно заметить, что роль видов этого сектора во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр еще выше (39.4%, а во всей флоре — 28.9). Если учесть, что восточносибирская часть ареала (ангаридская) большинства видов этого сектора является наиболее древней (Юрцев, 1968), то можно думать, что в формировании флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки преобладающую роль (еще большую, чем в формировании флоры Центральной Чукотки в целом) сыграл ангаридский географо-генетический элемент. В хионофильном комплексе роль видов сибирского сектора уменьшается.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение долготных групп во флоре Центральной Чукотки и в сравниваемых флористических комплексах

Флоры и комплексы видов	Ц	Е	Е-ЗА	ЕВ-А-Ч	С	С-ЗА	С-А	ВС	ВС-ЗА	ВС-А	Ч	Ч-ЗА	Ч-А	Всего
А	143/33.7	10/2.4	24/5.6	10/2.4	14/3.3	24/5.6	22/5.2	37/8.7	48/11.3	21/4.9	26/6.1	34/8.0	12/2.8	425/100
Б	42/26.5	2/1.3	12/7.7	4/2.5	5/3.2	12/7.7	7/4.4	15/9.5	22/13.9	7/4.4	10/6.3	16/10.1	4/2.5	158/100
В	13/19.7	—	1/1.5	2/3.0	4/6.1	5/7.6	1/1.5	8/12.1	9/13.6	3/4.6	8/12.1	11/16.7	1/1.5	66/100
Г	16/37.2	1/2.3	1/2.3	3/7.0	1/2.3	—	—	2/4.7	6/13.9	3/7.0	2/4.7	7/16.3	1/2.3	43/100

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: А — флора Центральной Чукотки, Б — комплекс горных видов, В — флороценотический комплекс сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки, Г — флороценотический комплекс нивальных тундр Центральной Чукотки.
В числителе указано абсолютное количество видов, в знаменателе — их процент.

Еще одной существенной чертой нашего комплекса является значительное увеличение в нем роли берингийского элемента флоры (группы Ч и Ч-ЗА) по сравнению с флорой Центральной Чукотки в целом (28.8% против 14.1 во всей флоре, т. е. более чем в 2 раза!). Важно подчеркнуть, что значительное повышение роли амфиберингийских видов в комплексе (Ч-ЗА — 16.7%, во всей флоре — 8.0) имеет место на фоне очень большого сокращения в нем доли циркумполярных видов. В хионофильном комплексе «удельный вес» берингийских видов также повышается, хотя и не в столь значительной степени. Это, на наш взгляд, показывает, что огромная флорогенетическая роль Берингийского сектора Арктики (Юрцев, 1974, 1976) прежде всего проявляется в горных элементах флоры, которые в значительной степени концентрируются во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр.

Доля видов, общих с Аляской, несколько уменьшается в исследуемом комплексе (69.6% против 79.5 во всей флоре), хотя и остается доминирующей. Это подчеркивает преобладающую роль азиатских центров видо-

образования в формировании данного комплекса. В нивальном комплексе доля видов, общих с Аляской, увеличивается (86%). Это можно объяснить, по-видимому, тем, что низменный характер рельефа, осушенного в периоды морских регрессий Берингийского шельфа (Юрцев, 1974, 1976), служил более серьезным барьером для расселения растений сухих щебнистых горных тундр, чем для видов нивальных местообитаний.

Степень участия видов, свойственных флороценотическому комплексу сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки во флорах различных секторов Арктики показана на рисунке. Как видно, наиболее представлены виды комплекса в восточносибирском и западноамериканском секторах Арктики, (соответственно 66.7% и 69.8 видов комплекса), причем с западной Америкой прослеживаются несколько более тесные связи. За пределами же этого восточносибирско-западноамериканского сектора наблюдается резкое уменьшение количества видов комплекса. Особенно это проявляется в Америке, где очень существенным барьером для распространения видов с горной экологией является долина р. Маккензи, которая служит границей между горными районами, относящимися к Кордильерской горной стране, и низинными районами Арктической Канады.

Из широтных географических элементов во флоре Центральной Чукотки преобладает аркто-альпийский (42.1%). Еще большую роль арктоальпийские виды играют в исследованном флороценотическом комплексе (63.7% — табл. 2), что указывает на горную криофитную природу этого комплекса. Как во всей флоре, так и во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр среди аркто-альпийских растений преобладают виды, распространение которых включает южные горные системы Сибири и Дальнего Востока (58% аркто-альпийцев всей флоры и флороценотического комплекса). Причиной этого является наличие почти непрерывной связи субарктических и арктических гор с южными высокогорьями через ряд горных систем. Роль аркто-альпийцев во флороценотическом комплексе нивальных тундр еще больше (76.8%).

ТАБЛИЦА 2

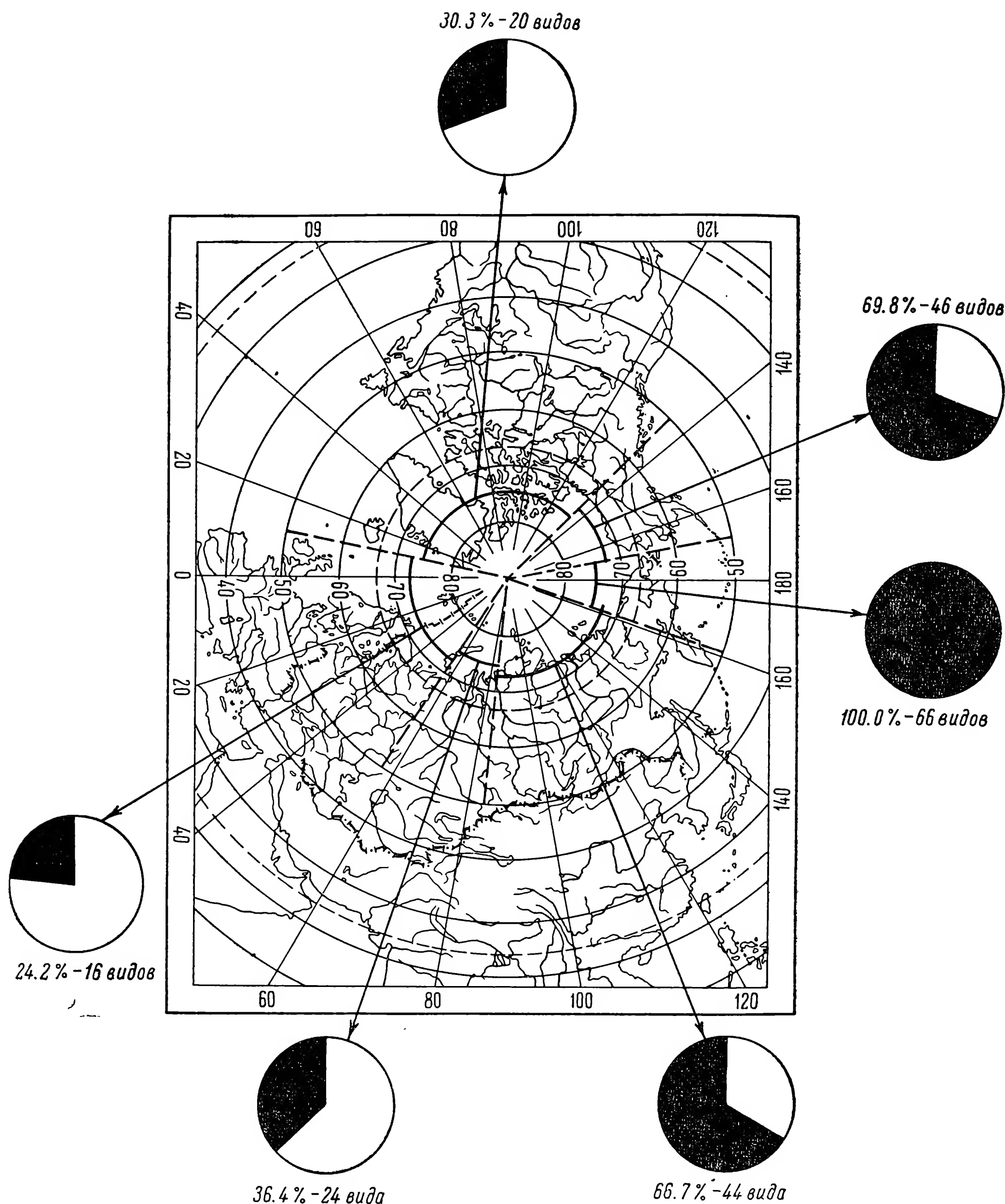
Соотношение широтных групп во флоре Центральной Чукотки и в сравниваемых флористических комплексах

Флоры и комплексы видов	АР	АР-АЛ	ГА	ГА-М	АР-БР	АР-БР-М	БР	Всего
А	63 / 14.8	179 / 42.1	48 / 11.3	57 / 13.4	15 / 3.6	51 / 12.0	12 / 2.8	425 / 100
Б	10 / 6.3	97 / 61.4	13 / 8.2	25 / 15.8	1 / 0.6	12 / 7.7	—	158 / 100
В	8 / 12.1	42 / 63.7	7 / 10.6	7 / 10.6	1 / 1.5	1 / 1.5	—	66 / 100
Г	5 / 11.6	33 / 76.8	1 / 2.3	3 / 7.0	—	1 / 2.3	—	43 / 100

Относительное значение собственно арктических видов в изученном флороценотическом комплексе несколько ниже (12.1% против 14.8 во всей флоре). Еще меньше оно в нивальном комплексе (11.6%).

В исследованном комплексе резко уменьшается роль аркто-бореальных и аркто-бореально-монтанных широтных географических элементов. Бореальные виды выпадают совсем.

Таким образом, географический анализ позволяет предположить, что в формировании флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки основную роль сыграли ангаридские криофитные горные элементы и их берингийские дериваты.



Степень участия видов флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки во флоре различных секторов Арктики (по данным «Арктической флоры СССР» (1960—1975), Хультена (Hultén, 1964, 1968, 1971, 1973) и Порсилда (Porsild, 1964).

Биологический анализ

Для характеристики жизненных форм и некоторых особенностей репродуктивной биологии нами были исследованы все виды цветковых растений флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр. Основные наблюдения были проведены в полевых условиях, и лишь небольшая часть данных получена в результате работы с гербарными образцами. Здесь мы дадим характеристику видов по некоторым, с нашей точки зрения, наиболее важным показателям.[4]

[4] Общая схема разделения растений на группы для биологического анализа разработана нами совместно с А. К. Сытиным под руководством Б. А. Юрцева. Данные

Во флоре Центральной Чукотки мы выделяем следующие крупные группы жизненных форм: деревья,[5] кустарники, кустарнички, полукустарнички и травы. В последних трех группах отдельно выделяются подгруппы подушковидных и неподушковидных растений. Из вышеперечисленных жизненных форм во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр отсутствуют деревья и кустарники (так же, как и в комплексе горных видов и нивальном комплексе — табл. 3). Здесь несколько повышается относительное участие полукустарничков — 4.5% против 1.1 во всей флоре. Роль кустарничков и травянистых растений почти не изменяется. Наиболее богато в изученном комплексе представлены виды травянистых растений (88%), хотя роль их в растительном покрове сухих щебнистых горных тундр значительно меньше, чем кустарничков.

Особенно интересно изменение пропорций подушковидных растений в исследованном комплексе по сравнению с флорой в целом. Эти растения составляют 25.7% (17 видов) от числа видов комплекса сухих щебнистых горных тундр, тогда как во флоре Центральной Чукотки — 5.6%. Наиболее показательным является то обстоятельство, что в этом комплексе представлены 71% всех подушковидных растений флоры Центральной Чукотки (17 видов из 24). Напомним, что данный комплекс включает всего 15.5% видов флоры Центральной Чукотки. Подушковидные растения наиболее приспособлены к суровым условиям горных тундр. Многие из них — это глубоко специализированные виды, что свидетельствует об их древнем возрасте, намного превосходящем возраст арктических ландшафтов. Такие виды (например, *Androsace ochotensis*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Draba stenopetala*, *Eritrichium aretioides* var. *acaulis* и др.), по-видимому, являются автохтонным древнегольцовым элементом флоры (Юрцев, 1974).

ТАБЛИЦА 3

Соотношение основных жизненных форм во флоре Центральной Чукотки и в сравниваемых флористических комплексах

Жизненная форма	Флоры и комплексы видов			
	А	Б	В	Г
Деревья	3 / 0.8	—	—	—
Кустарники	14 / 3.3	—	—	—
Кустарнички				
неподушковидные	29 / 6.6	15 / 9.5	3 / 4.5	5 / 11.6
подушковидные	4 / 0.9	3 / 1.9	2 / 3	—
Полукустарнички				
неподушковидные	4 / 0.9	3 / 1.9	2 / 3	—
подушковидные	1 / 0.2	1 / 0.6	1 / 1.5	—
Травы				
неподушковидные	351 / 82.7	121 / 76.6	44 / 66.8	38 / 88.4
подушковидные	19 / 4.5	15 / 9.5	14 / 21.2	—

для биологического анализа были любезно просмотрены и уточнены Т. Г. Полозовой, за что выражаем ей глубокую благодарность.

[5] Деревья на Чукотке встречаются лишь в пределах района Телекайской чозениевой рощи (см. подробнее — Кожевников, 1974).

Обращает на себя внимание полное отсутствие подушковидных форм во флороценотическом комплексе нивальных тундр.

Все растения флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр — многолетники. Во всей флоре Центральной Чукотки только 3 вида являются однолетниками — *Koenigia islandica*, *Pedicularis labradorica*, *Gentiana tenella*.

Подавляющее большинство растений изучаемого комплекса — поликарпики (63 вида — 95.5%). Лишь 3 вида — *Erysimum pallasii*, *Pedicularis adamsii*, *P. lanata* — иногда ведут себя как монокарпики, а в других случаях — как олигокарпики (плодоносят 2—3 раза в жизни).

По способам размножения виды данного комплекса относятся к двум группам: размножающиеся семенами и семенным и вегетативным путем. К первой группе относится большинство травянистых растений (54 вида — 83.1%). Во вторую группу входят некоторые травянистые растения, а также ряд кустарничков (всего 11 видов — 16.9%), причем интенсивное вегетативное размножение характерно лишь для трех видов — *Carex rupestris*, *Saussurea tilesii* и *Salix phlebophylla*. Единственный представитель высших споровых в данном комплексе — *Selaginella sibirica* — размножается как спорами, так и вегетативно.

Бо́льшая часть видов комплекса — растения вегетативно неподвижные или малоподвижные (всего 55 видов — 83.4%). К вегетативно малоподвижным мы относим растения со слаборасползающимися по субстрату дерновинками (например, *Minuartia arctica*, *Arenaria tschuktschorum*, *Oxytropis tschuktschorum* и др. — всего 12 видов, или 18.2%). На долю вегетативно подвижных растений приходится 16.6% видов комплекса (11 видов).

По характеру перезимовки почек возобновления растения нашего комплекса распределяются по трем классам Раункиэра: хамефиты, гемикриптофиты [6] и геофиты; 13 видам свойственны два типа перезимовки почек.

К хамефитам относятся 14 видов (21.6%). В этот класс входят все кустарнички, полукустарнички и ряд травянистых растений (в том числе подушковидных).

Геофиты представлены лишь одним видом (1.5%) — *Polygonum laxmannii*. Наиболее богат класс гемикриптофитов (37 видов — 56.9%). Если учесть виды, которым, кроме последней особенности, свойственны и другие типы перезимовки почек возобновления, то доля гемикриптофитов еще более повышается (47 видов — 72.3%). Обилие гемикриптофитов — следствие крайне суровых зимних условий.

Семь видов (10.8%) можно отнести как к гемикриптофитам, так и к геофитам, так как у них есть в обилии спящие почки в подземной части; 3 вида (4.6%) имеют надземные и приземные зимующие почки (хамефиты-гемикриптофиты); 3 вида (4.6%) — надземные и подземные (хамефиты-геофиты).

Большое значение для защиты зимующих почек в зимний период имеют отмершие, но не опавшие органы растения, и в частности листья. Преобладающее большинство видов комплекса имеет летнезеленые листья и лишь два — *Selaginella sibirica* и *Diapensia obovata* — «вечнозеленые». У 46 видов (69.7%) в течение ряда лет сохраняются отмершие листья или их части. У большинства из этих растений сохраняются засохшие листья целиком, у некоторых — лишь сеточка жилок листа (*Salix phlebophylla*), влагалища листьев (*Festuca auriculata*, *F. brevissima*, *Carex glacialis*, *C. hepburnii*), черешки листьев (*Papaver microcarpum*, *Saxifraga redowskiana*), влагалища и черешки (*Potentilla* aff. *hyparctica*, *Dryas punctata*). У ряда видов сохраняются прилистники (*Astragalus kolymensis*, *Oxytropis semiglobosa* и др.).

---

[6] В случае плоскоподушковидных растений разграничение хамефитов и гемикриптофитов условно.

Отмершие и сохранившиеся органы защищают зимующие почки не только прямо, но и косвенно, задерживая снег внутри куртины. У 20 видов (30.3%) отмершие листья не сохраняются.

По типу корневой системы растения изученного комплекса распределяются по трем группам: 1) придаточнокорневые, 2) стержнекорневые, 3) придаточно-стержнекорневые. В группу придаточнокорневых растений входят 25 видов (38.5%), причем основная часть их — представители однодольных (из двудольных — *Dicentra peregrina*, *Ranunculus grayi*, *Saxifraga nivalis*, *S. redowskiana* и представители семейства сложноцветных). Среди двудольных преобладают растения со стержневым корнем (29 видов — 44.6%, от общего числа двудольных — 56.9%). Из них у ряда видов корни обладают способностью к контрактильным движениям (*Astragalus kolymensis*, *Pedicularis adamsii*, *P. amoena* и др.). К придаточно-стержнекорневым растениям в нашем комплексе относятся 11 видов, из них 2 вида — с контрактильными корнями (*Minuartia arctica* и *Arenaria tschuktschorum*).

Анализируя типы надземной побеговой системы, мы взяли за основу следующие показатели: количество побегов, размер куртин растений и их плотность.

По числу побегов мы разделили растения комплекса на три группы: 1) однопобеговые, имеющие большей частью 1 побег, реже 2—3 побега; 2) малопобеговые, с 2—10 побегами; 3) многопобеговые, имеющие более 10 побегов. Пропорции этих групп — 6.1% (4 вида), 40.9% (27 видов) и 53.0% (35 видов).

По размеру куртин мы условно разделили растения на мелкокуртинные (диаметр куртин которых менее 5 см), среднекуртинные (диаметр 5—30 см) и крупнокуртинные (диаметр более 30 см). В исследованном комплексе преобладают среднекуртинные растения — 53% (35 видов), мелкокуртинные и крупнокуртинные составляют соответственно 31.8% (21 вид) и 9.1% (6 видов).[7]

По плотности куртин мы выделяем диффузные (расстояние между соседними побегами равно нескольким диаметрам побега), рыхлокуртинные (расстояние между соседними побегами приблизительно равно диаметру побега) и плотнокуртинные (побеги расположены вплотную друг к другу) растения. Рыхлокуртинных растений в нашем комплексе 47% (31 вид), плотнокуртинных — 45.5% (30 видов), диффузных — 1.5% (1 вид).

По характеру олиствения побегов травянистые и полудревесные растения изученного комплекса образуют три типа: 1) полурозеточные (51.5% — 34 вида), 2) розеточные (24.2% — 16 видов), 3) безрозеточные (16.6% — 11 видов). Интересно, что розеткообразующие растения составляют 75.7% видов комплекса.

Основные черты жизненных форм флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр, и в частности преобладание растений со стержневым корнем и с более или менее плотной куртиной, розеткообразующих растений, а также увеличение относительного участия подушковидных растений указывают на способность фитоценозов данных тундр противостоять сильным ветрам.

Рассмотрим две основные стороны репродуктивной биологии растений изученного флороценотического комплекса.

В данном комплексе преобладают виды с энтомофильным типом цветка (49 видов — 75.4%). Анемофильный тип цветка свойствен в основном однодольным (из двудольных — лишь у *Polygonum laxmannii*, *Artemisia furcata* и *A. glomerata*). Растения, нуждающиеся в обязательном опылении насекомыми, составляют лишь небольшую часть видов с энтомофильным типом цветка. К ним можно отнести представителей семейства бобовых, *Dracocephalum palmatum* и *Saussurea tilesii*, опыление которых осуще-

---

[7] В анализ надземной побеговой системы по размеру куртин и по плотности куртин не включались 4 однопобеговых вида.

ствляется длиннохоботковыми видами шмелей (Панфилов и др., 1960; Шамурин, 1966); остальные виды с подобным типом цветка относятся, по-видимому, к факультативным энтомофилам. Об этом свидетельствует то, что у большинства таких растений наблюдается очень высокий процент завязывания плодов после цветения. Автогамия не исключена и среди анемофильных растений (например, у злаков). Вообще автогамия широко распространена среди арктических растений, что дает им ряд преимуществ, делая их независимыми от погодных условий, влияющих на деятельность насекомых-опылителей (Шамурин, 1966).

В распространении семян у растений рассматриваемого комплекса наибольшую роль играет ветер. Группа собственно анемохорных растений включает 10 видов (15.2%). К ним относятся представители рода *Salix*, *Dryas punctata*, *Chamaenerion latifolium* и большинство видов семейства сложноцветных. Но еще большее значение в распространении семян имеет ветер как косвенный фактор, так как среди автохорных растений комплекса по сути дела преобладают пассивные баллистохоры, распространение семян которых происходит благодаря раскачиванию стеблей ветром. У некоторых растений ветер разносит плоды с заключенными в них семенами (например, *Oxytropis tschuktschorum*); *Polygonum laxmannii* можно отнести к типу растений перекати-поле — стебель с созревшими семенами отламывается от каудекса и гонится ветром, распространяя при этом семена. В переносе семян *Arctous alpina* участвуют, по-видимому, птицы и млекопитающие. Широко распространенный на Чукотке американский длиннохвостый суслик Citellus parryi Richardson участвует в переносе семян некоторых злаков. Некоторое значение в распространении семян имеют, возможно, временные весенние потоки воды.

Полиплоидия

Источниками данных по хромосомным числам растений Центральной Чукотки нам служили многочисленные работы П. Г. Жуковой с сотрудниками (Жукова, 1966, 1967, 1968, 1969; Жукова и др., 1973; Жукова, Тихонова, 1971, 1973). Из 425 видов флоры Центральной Чукотки хромосомные числа известны у 374 видов. В наш анализ не включались представители рода *Carex* (характеризующиеся анеуплоидией), а также виды, имеющие как диплоидную, так и полиплоидную хромосомные расы в районе исследований (9 видов).

Согласно нашим подсчетам, полиплоидные виды составляют 53.4% от общего числа видов флоры исследуемого района. Ошибка процента полиплоидов (m) была определена по формуле, предложенной В. И. Василевичем (1969),

$$m=\sqrt{\frac{pq}{n}\left(1-\frac{n}{N}\right)},$$

где p — процент полиплоидов, q — процент диплоидов, n — число изученных видов, N — общее число видов во флоре. Ошибка составляет $\pm 1.2\%$ (при вероятности 95%). Во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки полиплоидные виды составляют 46.6% (ошибка $\pm 1.9\%$ при вероятности 95%). Полученные цифры говорят о несколько меньшей роли полиплоидии в формировании изученного флороценотического комплекса, чем в формировании флоры Центральной Чукотки в целом. Эти данные не согласуются с выводами А. И. Толмачева (1964) для хионофобных растений Арктики, но, возможно, это объясняется большей ролью древнегольцового ядра в составе исследованного комплекса Центральной Чукотки по сравнению с хионофобными комплексами высокоширотной Арктики.

Интересно, что во флороценотическом комплексе нивальных тундр доля полиплоидов составляет 57.5%, т. е. несколько больше, чем во флоре Центральной Чукотки в целом.

Выводы

1. Сухие щебнистые горные тундры представляют собой крупные подразделения ландшафта. В горных ландшафтах Центральной Чукотки они играют доминирующую роль.

2. Эти тундры приурочены к особому классу экотопов, характеризующемуся повышенной жесткостью режимов главнейших экологических факторов.

3. Растительный покров изученных тундр, сформировавшийся под воздействием крайне суровых условий, очень своеобразен и характеризуется следующими основными чертами: а) упрощенность вертикальной структуры; б) усложненность горизонтальной структуры вследствие неравномерного распределения щебня и мелкозема (здесь преобладают мозаичные растительные сообщества с чередованием задернованных и незадернованных участков); в) ведущая роль в растительных сообществах (но не в открытых группировках) принадлежит аркто-альпийским и гипоарктическим кустарничкам; г) аркто-альпийские кустарнички доминируют в сообществах, расположенных в сильно обдуваемых и малоснежных зимой местообитаниях; д) гипоарктические кустарнички преобладают в сообществах, находящихся в менее обдуваемых и более заснеженных зимой местах.

4. Были проведены анализ таксономической структуры флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр и сравнение ее с таковой флоры Центральной Чукотки и флороценотического комплекса нивальных тундр. Оказалось, что таксономическая структура флоры в целом носит усредненный характер; в пределах территории флоры ее крупные топографо-экологические подразделения («парциальные флоры») существенно различаются по таксономическим пропорциям. Это связано, по-видимому, с неодинаковостью у разных систематических групп экологических потенций, обусловленных историей каждой группы. В изученном флороценотическом комплексе наблюдается увеличение роли континентальных (характерных для территорий с континентальным климатом) и аркто-альпийских (характерных для Арктики и высокогорий) систематических групп по сравнению с флорой в целом.

5. Географический анализ показал, что в формировании флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки основную роль сыграли ангаридские криофитные горные элементы и их берингийские дериваты. Доминирующее влияние континентальных нагорий Северной Ангариды на географический спектр данного комплекса является следствием широкого распространения и смыкания экотопов подобного типа в непрерывной цепи горных систем Северной Азии, что создает возможности для широкого расселения видов с горной экологией. На тесную связь этих тундр с американской частью Берингии указывает увеличение вдвое роли амфиберингийских видов в комплексе по сравнению с флорой Центральной Чукотки в целом, несмотря на очень резкое сокращение в комплексе доли циркумполярных видов.

6. Флороценотический комплекс сухих щебнистых горных тундр представляет собой совокупность видов со своеобразной морфологической структурой и рядом биологических особенностей, которые позволяют им существовать в жестких экологических условиях. Биологический анализ показал, что адаптации растений данного комплекса к условиям среды были направлены на создание собственной «микрофитосреды»; это выражается в большом участии во флороценотическом комплексе видов с подушковидной жизненной формой, видов, образующих более или менее плотные куртины, а также видов с приспособлениями для защиты зимующих почек (гемикриптофития, сохранение отмерших листьев и их частей и т. д.). Одним из важных способов адаптации, по-видимому, является также широкое распространение автогамии (облигатной и факультативной).

7. Кариологический анализ показал несколько меньшую роль полиплоидии в формировании изученного флороценотического комплекса, чем в формировании флоры Центральной Чукотки в целом. Данные о повышении роли диплоидных видов в этом комплексе не согласуются с выводами А. И. Толмачева (1964) для хионофобных местообитаний собственно Арктики, но, возможно, это объясняется большей ролью древнегольцового ядра в данном комплексе по сравнению с хионофобными комплексами высокоширотной Арктики.

В заключение выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю Б. А. Юрцеву за ценные советы и всестороннюю помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1975). 1—7. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). Под ред. Л. И. Малышева. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. Бот. ж., 58, 3. — Кожевников Ю. П. (1974). Флора и экологические условия района Телекайской чозениевой рощи (Центральная Чукотка). Бот. ж., 59, 4. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Панфилов Д. В., В. Ф. Шамурин, Б. А. Юрцев. (1960). О сопряженном распространении шмелей и бобовых в Арктике. Бюлл. МОИП, отд. биол., 65, 3. — Толмачев А. И. (1964). Прогрессивные явления и консерватизм в эволюции арктической флоры (К вопросу об интерпретации кариосистематических данных в увязке с генетическим и экологическим анализом флоры). Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.—Л. — Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. (1974). Отв. ред. А. И. Толмачев. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Юрцев Б. А. (1976). Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток. — Böcher T., K. Holmen, K. Jakobsen. (1968). The flora of Greenland. — Hultén E. (1964, 1971a). The circumpolar plants. I—II. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — Hultén E. (1971б). Atlas över växternus utbreding Norden. — Hultén E. (1973). Supplement to Flora of Alaska and neighboring territories. A study in flora of Alaska and Transberingian connection. Bot. Not., 126. — Porsild A. E. (1964). Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago.

Московский государственный университет.

Получено 12 IV 1977.

УДК 5801/.03 : 582.632.2

Н. И. Лайранд, Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский

ВЛИЯНИЕ ПЫЛЕВЫХ ВЫБРОСОВ ЦЕМЕНТНЫХ ЗАВОДОВ НА ПРИРОСТ ДУБА

N. I. LAIRAND, N. V. LOVELIUS, A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. THE INFLUENCE OF DUST POLLUTION OF CEMENT PLANTS ON THE GROWTH OF OAK

Методом дендроиндикации исследовано влияние пылевых выбросов цементных заводов на рост и усыхание дуба скального. Установлено влияние региональных (климатических) и локальных (антропогенных) факторов на характер распределения аномальных приростов дуба. Отрицательное влияние цементной пыли проявляется в усилении естественной депрессии прироста, обусловленной недостаточным количеством осадков в период вегетации.

Использование растений в качестве индикаторов среды обитания имеет сравнительно длительную историю. При этом среди различных показателей, отражающих физиологическое состояние древесных растений, важное место занимает прирост по диаметру, т. е. ширина годичного кольца. Изменение этого показателя является вполне надежным критерием, суммарно отражающим действие многообразных факторов внешней среды, а также их изменчивость. Тем не менее до сих пор этот признак использовался, как правило, лишь для реставрации метеорологических условий, датирования построек в археологии (Вихров, Колчин, 1962; Колчин, Черных, 1977) и реже — для восстановления истории древостоев, подвергавшихся тем или иным хозяйственным воздействиям (Шагиахметова, 1971; Битвинскас, 1974; Столяров, 1975).

В последнее время в ряде лабораторий, например в Гамбурге (Liese, 1975) и в Ленинграде (Лайранд и др., 1976), пытались использовать методы дендроиндикации для оценки влияния промышленных загрязнений на состояние природной среды, основываясь на том, что любое внешнее для данной экосистемы воздействие не может не отразиться на годичном приросте древесных растений. Величина годичного прироста, определяемая по ее важнейшему компоненту — древостою, является точным показателем, суммирующим весь комплекс отрицательных воздействий промышленности на окружающую среду. Несомненно, что на практике применение дендроиндикационного метода связано с рядом трудностей, поскольку повреждающие воздействия сочетаются с ритмами развития растений, которые сами по себе в достаточной степени сложны.

При исследовании вредного воздействия пылевых выбросов цементных заводов на древесную растительность в окрестностях Новороссийска сделана попытка провести дифференцированный анализ прироста насаждений дуба скального с учетом влияния на его величину комплекса внешних факторов и более детального установления роли каждого из них в массовом усыхании древостоев.

Район исследования — Неберджаевское лесничество Новороссийского лесхоза — занимает территорию к северу и северо-востоку от цементных заводов Новороссийска и отделено от города хребтом Маркхот с наивысшей отметкой около 600 м. Рельеф местности гористый; горы изрезаны балками, имеющими различное направление. Почвенный покров представлен бурыми горно-лесными и дерново-карбонатными почвами. В зависимости от крутизны склонов почвы характеризуются различной степенью смытости, так как леса в прошлом вырубались интенсивными выборочными и даже сплошными рубками. В настоящее время насаждения района исследований слагаются чистыми и смешанными древостоями дуба различной видовой принадлежности, среди которых наибольшее распространение имеют дуб скальный *Quercus petraea* Liebl. и дуб летний *Q. robur* L. Более крутые склоны южной экспозиции покрыты преимущественно насаждениями дуба скального, представленного разновозрастными порослевыми насаждениями. Их отличают значительная изреженность полога и крайне низкая производительность (IV—Va классы бонитета). Семенному возобновлению дуба препятствуют, как правило, его редкое и необильное плодоношение, большая зараженность желудей вредителями и мощный травяной покров. В этих условиях дуб более успешно возобновляется порослью и отводками (Елагин, 1953; Грудзинская, 1953).

Именно в этих насаждениях началось усыхание дуба и ряда сопутствующих пород, охватившее за двадцать лет (1952—1972 гг.) 997 га лесной площади. Территория, занятая усыхающими насаждениями, на протяжении значительного промежутка времени подвергалась постоянному запылению в результате деятельности цементных заводов крупнейшего комбината страны «Новоросцемент», поэтому усыхание деревьев ряд наблюдателей связывали именно с деятельностью цементных заводов. Между тем, как показали наши исследования, усыхание насаждений Новороссийского лесхоза не имеет однозначной причины.

Промышленность строительных материалов (а это в основном цементная промышленность) дает большую долю промышленных загрязнений, что связано прежде всего с колоссальным количеством продукции цемента: например 115 млн. т в 1974 г. (СССР в цифрах. . ., 1975). Как показали подсчеты, если первое место среди основных стационарных источников загрязнений воздуха в СССР занимают теплоэлектростанции (около 30%) и предприятия черной и цветной металлургии (около 20%), то строительная индустрия ответственна приблизительно за 13% всех выбросов в атмосферу (Соломатина, 1976). Естественно поэтому, что вопросы влияния выбросов цементных заводов на окружающую среду в целом, и на растительность в частности, привлекали внимание многих исследователей. Между тем, несмотря на большое число наблюдений, на сегодняшний день еще нет убедительных данных, свидетельствующих о безусловной токсичности цементной пыли, как нет и прямых доказательств ее абсолютной безвредности. Имеется ряд работ, где индифферентность цементной пыли по отношению к растениям, главным образом культурным, подтверждалась значительным количеством модельных экспериментов (Ewert, 1919а, б, 1920, 1926; Haselhoff, 1920; Lecrenier et Piquer, 1956) и натурных наблюдений (Pajenkamp, 1961). Вместе с тем в других исследованиях отмечались отмирание древостоев или снижение их хозяйственной ценности в радиусе запыления цементными заводами (Wentzel, 1963; Bohne, 1963). Подобные противоречия во мнениях не должны казаться парадоксальными, если учесть, что диагностика повреждений растений пылью крайне затруднительна в силу ее явно неспецифичного воздействия, эффект которого обусловлен в значительной мере рядом факторов и их взаимным сочетанием.

При диагностике повреждений растений цементной пылью прежде всего имеет существенное значение, проводятся ли наблюдения в естественных или же в модельных установках. Последние, как правило, не дают отчетливых результатов вследствие трудной воспроизводимости условий естественной среды, в которых происходит свободная седиментация цементной пыли. Не менее важную роль играет и выбор объекта наблюдений (например, древесные растения иначе реагируют на запыление, чем травянистые). И, наконец, определенное значение имеет отношение исследователей к вопросу о том, что понимать под цементной пылью. Так, при любом наблюдении необходимо знать, что представляют собой пылевые выбросы цементных заводов: являются ли они собственно цементом — пылью сложного состава, способной к сцеплению, или же сырьевой мукой — смесью сырья, преимущественно известняка и промежуточных продуктов цементного производства, когда правильнее было бы говорить о «цементной обожженной пыли», а не о собственно цементе (Pajenkamp, 1961).

Пыль цементного производства обычно содержит в среднем 30—40% извести, 15—20% кремниевой кислоты, 5—15% серы и некоторое количество железа и алюминия. Необходимо также учитывать, что на разных ступенях технологического процесса пыль в выбросах цементных заводов имеет разный состав и может представлять собой сырьевую муку, первично образовавшиеся соли и фазы клинкера. Наибольшую опасность несут пылевые выбросы с разной долей участия клинкерных масс. Если осаждающаяся пыль содержит фазы клинкера, то при соответствующих атмосферных условиях она превращается в цементную корку. Природа возникновения и морфология цементных корок подробно изучена Чайя (Czaja, 1961а, б, 1962).

Как правило, цементные корки образуются в непосредственной близости от цементных заводов, тогда как пыль, состоящая в основном из сырьевой муки и не способная к сцеплению, разносится на большие расстояния. Вред, причиняемый растениям в случае образования на их листовой поверхности цементных корок, настолько очевиден, что признается безоговорочно всеми специалистами. Изучение степени воздействия на растения цементных корок и различных видов цементной пыли,

проведенное Чайя, объясняет неудачные попытки диагностики скрытых повреждений растений от пылевых выбросов цементных заводов. Этим автором разработан экспресс-метод для характеристики проб пыли по степени ее токсичности для растений в зависимости от используемого сырья, способа производства цемента, системы печей, эффективности очистных сооружений и других показателей (Czaja, 1966). С помощью так называемого «мниум-теста» Чайя выделил три группы пыли: 1) не имеющая пагубного воздействия на живые клетки, 2) со слабовыраженными повреждающими свойствами, 3) с весьма сильными токсическими свойствами.

В процессе проведенных нами исследований было выявлено, что пыль от выбросов комбината «Новоросцемент», оседающая на территории, где усыхают насаждения, не содержит клинкерных масс и не способна к сцеплению, о чем свидетельствует отсутствие цементной корки на поверхности растений во все периоды наблюдений. Учет распределения пыли на поверхности листьев проводили методом лаковых реплик. Результаты показали, что устьица остаются свободными благодаря легкой сдуваемости пыли ветром, в дальнейшем оседающей на почву или задерживающейся в комлевой части ствола с развитым моховым покровом. О накоплении пыли в верхних горизонтах почвы свидетельствует повышенное содержание карбонатов, явно привнесенных человеком. По расчетам И. Г. Розмахова (Ленинградская лесотехническая академия им. С. М. Кирова), запасы $CaCO_3$ в верхних генетических горизонтах почвы (с учетом их объемного веса и мощности) в районах наибольшей седиментации цементной пыли (1.5—2 км от завода) составляли 110—155 т/га на глубине 0—20 см и 40—47 т/га на глубине 30—50 см. С удалением от источника запыления и на склонах, обращенных от него, аккумуляция карбонатов в верхних горизонтах почвы снижается до 45 т/га. На контрольных незапыляемых участках образцы показывают почти нейтральную реакцию верхних горизонтов почвы и слабокислую на глубине 40—50 см.

Следует отметить, что, несмотря на некоторую условность расчетов аккумуляции карбонатов, проведенных с учетом лишь содержания $CaCO_3$ (в аэральных карбонатных взвесях имеется значительное количество $MgCO_3$), эти данные позволяют сделать вывод о значительном привносе взвесей карбонатов в отдельные годы до реконструкции фильтров в 1969 г.

Анализ пыли выявил ее относительно высокую щелочность (pH=9.7) спустя некоторое время после ее оседания на растения. Тем не менее мниум-тест показал ее относительно слабую токсичность. Однако надо учитывать, что мниум-тест в состоянии фиксировать лишь наличие или отсутствие повреждений за сравнительно короткий промежуток времени экспозиции живой ткани и не обнаруживает последствий повреждающего агента при длительном воздействии.

При анализе причин усыхания насаждений был выделен ряд факторов, могущих иметь отрицательное значение. Среди них, по нашему мнению, наибольший интерес представляют распределение осадков в период вегетации и пылевые выбросы комбината «Новоросцемент». Исследования выполняли с использованием метода дендроиндикационного анализа радиального прироста (Ловелиус, 1972). Объектом наблюдений были керны 250 деревьев, отобранных на трансектах — ходовых линиях с различным удалением от основного потока распространения пыли. Контролем являлись идентичные насаждения вне зоны запыления. Такой выбор объекта был применен в связи с тем, что при сильно расчлененном рельефе и отчетливых различиях в лесорастительных условиях по высоте склона трудно подобрать модели, отражающие состояние всей совокупности деревьев. Длина трансект определялась чаще всего протяженностью склона, ширина равнялась 10 м. Пробы-керны брались из каждого десятого дерева на высоте 1.3 м.

На первой ходовой линии общей протяженностью до 2 км, заложенной по направлению основного пылевого потока в летние месяцы, взято

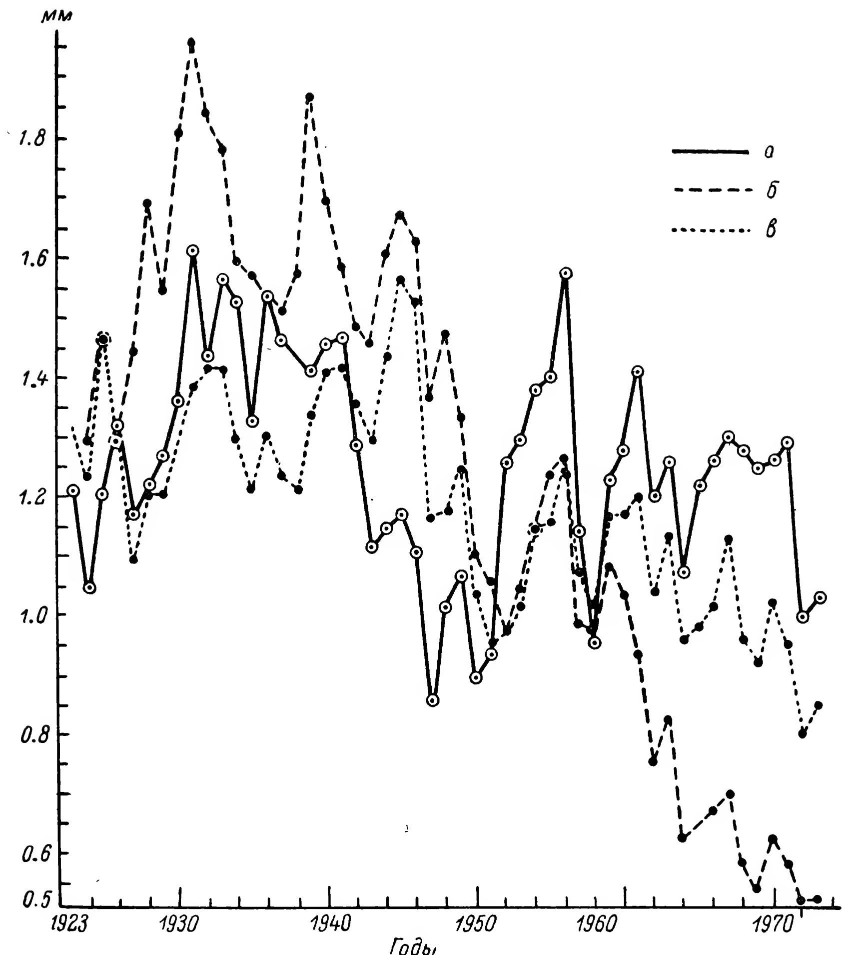


Рис. 1. Радиальный прирост дуба скального в окрестностях цементных заводов г. Новороссийска, в мм.

Здесь и на рис. 2: *а* — контроль, *б* — первая ходовая линия, *в* — вторая ходовая линия.

96 образцов. На второй ходовой линии в стороне от пылевого потока взято 105 образцов. Данные контрольной ходовой линии, лежащей вне пределов досягаемости пыли, получены по 50 образцам. Измерения прироста годичных слоев выполнены под микроскопом «Мир-12» с точностью до 0.01 мм за период с 1923 по 1973 г.

Величины измерений прироста по каждой ходовой линии осреднили для получения сводной серии годичных колец, представленной на рис. 1 и 2. Для возможности сравнения данные нормированы путем расчета отклонений от пятилетней средней скользящей нормы. Нормированные характеристики по каждой ходовой линии сравнивались с контролем.

Из анализа хода всех кривых следует, что даты значительных угнетений и наибольших приростов совпадают в 80% случаев. Такая четкая согласованность в распределении аномальных приростов указывает на однозначную реакцию дуба на изменения условий среды независимо от местоположения взятых моделей.

Помимо этого, обращает на себя внимание наличие устойчивой повторяемости экстремумов больших и малых приростов со средним интервалом по максимумам 3.5 ± 1 и по минимумам 3.4 ± 1.4 года. Выявленный ритм в изменении прироста дуба в районе Новороссийска по продолжительности совпадает с устойчивым циклом выпадения осадков, установленным О. А. Дроздовым и А. С. Григорьевой (1971). Наибольшая связь между индексами радиального прироста дуба с осадками наблюдается

Прирост дуба скального и распределение осадков (в %) за гидрологический год в период вегетации в отклонениях от нормы

Годы	Первая ходовая линия	Вторая ходовая линия	Контроль	Осадки: гидрологический год	Осадки: период вегетации	Годы	Первая ходовая линия	Вторая ходовая линия	Контроль	Осадки: гидрологический год	Осадки: период вегетации
1973	96	97	92	—	101	1947	91	85	80	61	74
1972	91	86	86	—	128	1946	105	111	105	85	62
1971	105	105	111	106	108	1945	108	112	109	94	109
1970	109	110	104	110	105	1944	103	100	98	—	—
1969	90	94	97	67	76	1943	94	90	89	—	—
1968	95	93	101	150	84	1942	95	97	98	—	—
1967	111	115	103	115	99	1941	98	103	110	117	156
1966	105	101	102	116	33	1940	103	104	106	110	128
1965	93	93	100	91	57	1939	113	100	100	112	164
1964	90	91	87	105	169	1938	96	92	86	130	76
1963	109	108	101	116	41	1937	97	100	105	120	142
1962	91	94	95	104	46	1936	99	103	109	68	77
1961	101	106	113	97	84	1935	99	92	88	60	55
1960	105	107	104	90	144	1934	96	98	103	108	122
1959	108	105	100	91	90	1933	100	105	105	111	107
1958	90	86	75	97	53	1932	101	104	95	99	117
1957	89	94	92	56	25	1931	108	103	113	127	217
1956	113	112	122	171	192	1930	101	100	98	73	140
1955	109	103	102	109	129	1929	90	97	95	87	46
1954	101	104	100	69	79	1928	108	98	96	82	56
1953	96	97	104	129	86	1927	95	85	93	77	65
1952	90	95	109	104	115	1926	89	104	112	122	67
1951	96	85	84	92	117	1925	111	114	102	112	47
1950	93	95	85	71	51	1924	103	93	86	—	—
1949	105	112	113	81	50	1923	79	98	105	—	—
1948	106	95	102	106	64						

в период вегетации. На рис. 3 представлена диаграмма распределения аномальных приростов дуба скального по двум ходовым линиям и контролю, а также сумма осадков за вегетационный период. Из 16 случаев совпадений по двум ходовым линиям и контролю только отрицательных приростов в 12 случаях (75%) наблюдается четкая погодичная согласованность с аномально низким количеством осадков в период вегетации. Несовпадение дат отрицательных приростов по всем вариантам и малого количества осадков, приходящееся на 1951 и 1964 гг., может быть объяснено запаздыванием реакции деревьев, связанным с дефицитом осадков в предшествующие годы (см. таблицу).

Таким образом, найдено, что распределение осадков является основным фактором, определяющим синхронную реакцию прироста дуба.

Исследования показали, что амплитуды аномальных приростов контрольных насаждений часто оказывались выше, чем у насаждений в полосе основного потока пылевых выбросов, а также что депрессия прироста последних происходит, как правило, в течение более продолжительного периода. Эти особенности можно объяснить более высокой реактивностью здоровых насаждений, позволяющей им более четко реагировать на колебания в распределении осадков. Это, кроме того, обеспечивает контрольным насаждениям относительно быстрый и безболезненный переход к очередной стабилизации прироста. В то же время прирост насаждений на ходовых линиях с разной степенью запыления характеризуется более продолжительным периодом депрессии, заканчивающимся обычно на 1—2 года позднее контрольных. Такое длительное состояние угнетения растений, приводящее несомненно к снижению общей нормы прироста, представляет особый интерес для целей исследования. Затяжной характер депрессии прироста в этом случае уже не может быть объяснен действием метеорологических факторов. Скорее всего ее течение усугубляется действием факторов локального значения, к числу которых относится запы-

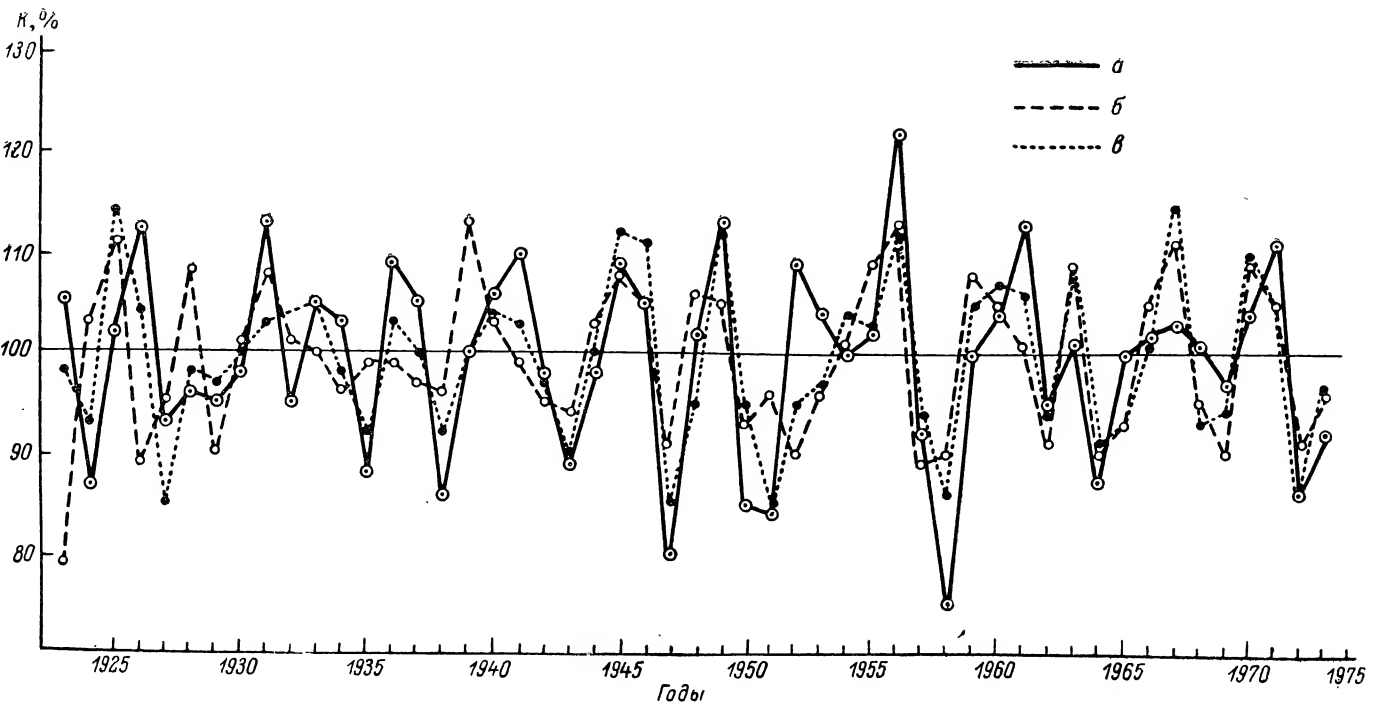


Рис. 2. То же, что на рис. 1, в отклонениях от пятилетней средней скользящей нормы.

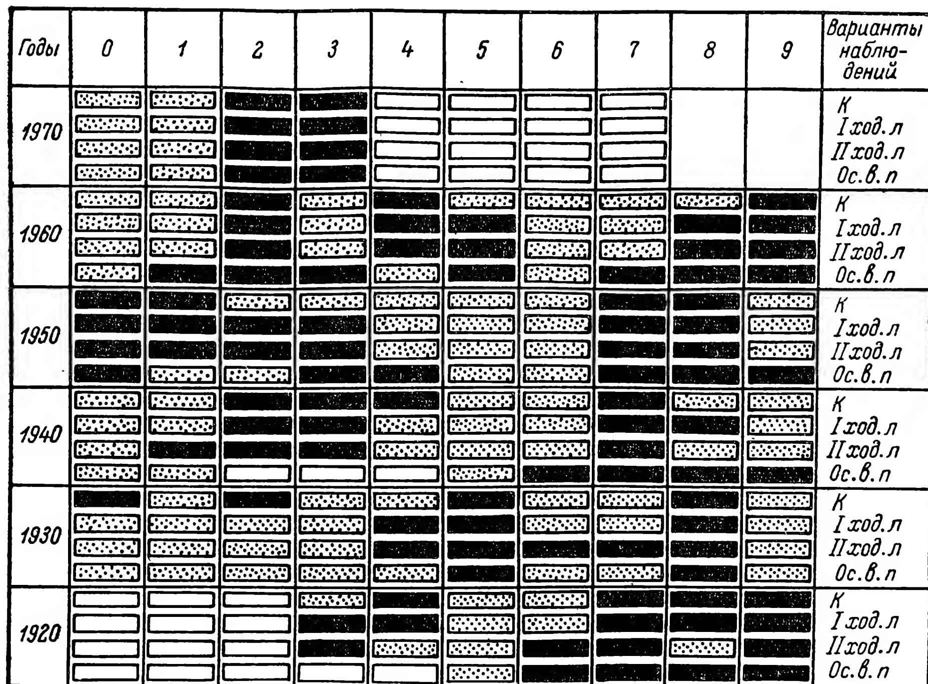


Рис. 3. Диаграмма распределения приростов в отклонениях от пятилетней средней скользящей нормы у дуба скального вблизи г. Новороссийска и осадков в период вегетации.

1 — больше нормы, *2* — меньше нормы, *3* — нет данных.
К — контроль, *I ход. л* — первая ходовая линия, *II ход. л* — вторая ходовая линия, *Ос. в. п* — осадки за вегетационный период.

ление. Наиболее интересны для целей нашего исследования годы, где отмечается расхождение с контролем, когда действие локальных факторов как бы перекрывало воздействие региональных. Особенно показательны в этом отношении 1950-е годы, совпавшие с началом усыхания насаждений. Мы видим довольно продолжительную депрессию прироста 1950—1951 гг. во всех исследованных древостоях (см. таблицу, рис. 1, 2). Тем не менее высокая реактивность контрольных насаждений позволила им спустя два года привести прирост к норме. В то же время депрессия прироста в запыленных насаждениях продолжалась до 1954 г., когда резко возросла производственная мощность заводов и отсутствовали очистные сооружения.

Данные анализа позволили заключить, что цементная пыль несомненно оказывает отрицательное воздействие на состояние и устойчивость насаждений дуба, проявляющееся особенно отчетливо в годы с малым количеством осадков. Оно находит свое выражение в более затяжном характере депрессии прироста и снижении общей устойчивости насаждений к другим повреждающим воздействиям (микологическая инфекция, инвазии энтомовредителей и др.). Полученные результаты дают основание рекомендовать самый строгий контроль за работой очистных сооружений комбината «Новороссцемент» и всестороннее ограничение выбросов в фазы ритмов естественного угнетения, которые можно прогнозировать на основе предсказаний дат с аномально малым количеством осадков.

ЛИТЕРАТУРА

Битвинскас Т. Т. (1974). Дендроклиматические исследования. — Вихров В. Е., Б. А. Колчин. (1962). Основы и метод дендрохронологии. Сов. археология, 1. — Грудзинская И. А. (1953). Широколиственные леса предгорий

Северо-Западного Кавказа. В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М. — Дроздов О. А., А. С. Григорьева. (1971). Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР. — Дубравы СССР. (1949). Т. 2, в. 29. — Елагин И. Н. (1953). Дубовые леса крайней западной части северного склона Кавказского хребта. В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М. — Колчин Б. А., Н. Б. Черных. (1977). Дендрохронология Восточной Европы. — Лайранд Н. И., Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский. (1976). Аномальные приросты дуба скального в районе Новороссийска. Ритмика природных явлений. Тез. докл. III совещ. по ритмичности в природных явлениях. Л. — Ловелиус Н. В. (1972). К методике дендроиндикационных исследований. В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л. — Соломатина И. Н. (1976). Источники загрязнения воздушного бассейна городов. Тез. докл. республиканской научно-технической конференции «Вопросы охраны воздушного бассейна городов от загрязнения выбросами промышленных предприятий и автотранспортных средств». Душанбе. — СССР в цифрах в 1974 году. (1975). М. — Столяров Д. П. (1975). Закономерности роста и развития разновозрастных ельников таежной зоны РСФСР и основы организации выборочной формы хозяйства в них. Автореф. доктор. дис. ЛТА. Л. — Шагиахметова А. Х. (1971). Влияние напряженности светового фактора на камбиальную активность деревьев в ельниках Ленинградской области. Всес. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Тез. Петрозаводск. — Bohne H. (1963). Schadlichkeit von Staubzementwerken für Waldbestande. Allgemeine Forstzeitschrift, 18 : 108—111. — Czaja A. Th. (1961a). Die Beeinflussung der Pflanzen durch Luftverunreinigungen, besonders durch Kalk- und Zementstaub. Fortschrifte der biologischen Aerosol-Forschung: 88—98. — Czaja A. Th. (1961б). Zementstaubwirkungen auf Pflanzen: Die Entstehung der Zementenkrusten. Qualitas Plantarum et Materiae Vegetabilis, 8(2). — Czaja A. Th. (1962). Zementstaubwirkungen auf Forstpflanzen. Forstarchiv, 33 (5). — Czaja A. Th. (1966). Über die Einwirkung von Stäuben, speziell von Zementofenstaub auf Pflanzen. Angewandte Botanik, 40 (3/4). — Ewert R. (1919a). Untersuchungen über den Einfluss des Zementstaubes auf den Pflanzenwuchs. Zement, 6(8). — Ewert R. (1919б). Verstopft der Zementstaub die Poren der Pflanzen? Zement, 8 (8). — Ewert R. (1920). Die Einwirkung des Zementstaubes auf den Pflanzenwuchs. Chemiker Ztg., 44. — Ewert R. (1926). Dre Einfluss des Zementstaubes auf die Vegetation. Zement, 15 : 39—42; 61—64; 83—85; 103—106; 128—130; 148—150; 168—170; 203—206. — Haselhoff E. (1920). Versuche über die Wirkung von Flugstaub auf Boden und Pflanzen. Landwirtschaft. Jahrb., 54. — Lecrenier A., J. Plquer. (1956). Essais sur l'action des poussieres de cimenterie sur la végétation. Bull. Horticulture, Liége, II : 56—58. — Leese W. (1975). Effects of environment on wood structure. Тез. докл., представленных XII Междунар. бот. конгрессу, I : 223. — Pajenkamp H. (1961). Einwirkung des Zementofenstaubes auf Pflanze und Tiere. Zement—Kalk—Gips, 3 : 343—347. — Wentzel K. F. (1963). Waldbauliche Massnahmen gegen Imissionen. Allgemeine Forstzeitschrift, 7 : 101—108.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Лесотехническая академия
им. С. М. Кирова,
Ленинград.

Получено 28 VI 1977.

УДК 581 (470.511.54)

М. М. Сторожева

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДУНИТОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ КЫТЛЫМСКИХ ГОР (СРЕДНИЙ УРАЛ)

M. M. STOROZHEVA. VEGETATION OF DUNITE UNCOVERINGS OF THE KYTLYM MOUNTAINS (MIDDLE URALS)

При исследовании флоры и растительности Кытлымских гор привлекает внимание явное тяготение некоторых эндемичных, реликтовых и редких растений к выходам дунитов. Наибольшая концентрация их наблюдалась на дунитах Конжаковского Камня и на восточном дунитовом отроге Косьвинского Камня. В итоге здесь сформировались уникальные ценозы, не наблюдающиеся на других субстратах Кытлымских гор. Под влиянием антропогенных факторов некоторые растения находятся уже на грани исчезновения.

Давно известна способность некоторых растений избирать определенные субстраты и формировать своеобразную флору в специфических условиях (на выходах известняков, засоленных почвах, некоторых руд-

ных месторождениях и т. п.). В геологии на основании этой особенности возник метод обнаружения некоторых рудных месторождений (Виноградов, 1938, 1948, 1954; Викторов, 1947; Малюга, 1947, 1951, 1954; Ткалич, 1960, и др.). В последнее время в геоботанике выделился особый раздел — индикационная геоботаника, изучающий теоретические основы и практические способы использования растительного покрова и составляющих его видов как индикаторов условий среды (Викторов и др., 1964). На приуроченность некоторых растений к определенным горным породам на Урале обратили внимание еще А. Я. Гордягин (1895), а затем Н. К. Высоцкий (1904). В последующие годы в связи с расширением геоботанических исследований данное явление отмечали Б. Н. Городков (1926, 1935), В. Б. Сочава (1927, 1933), Л. Н. Тюлина (1931). Работы, специально посвященные данному вопросу, опубликовали К. Н. Игошина (1960, 1966а), П. Л. Горчаковский, Н. П. Архипова (1964).

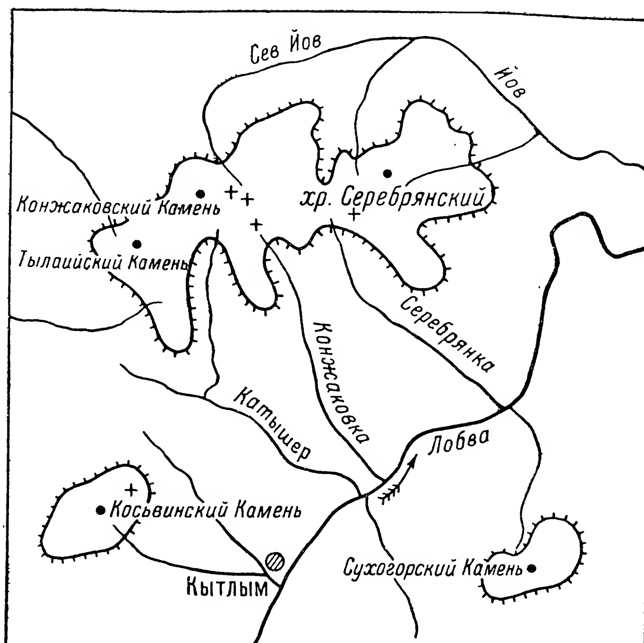
В процессе исследования растительности Урала нам также неоднократно приходилось наблюдать тяготение некоторых элементов флоры к различным субстратам. Так, при посещении Кытлымских гор (северная часть Среднего Урала) наше внимание привлекли приуроченность и наибольшая концентрация эндемичных, реликтовых и редких видов на выходах дунитов, значительные массивы которых имеются на вершине горы Конжаковский Камень, а на Косьвинском Камне ими сложен весь восточный отрог (см. рисунок).

На основании наших исследований и работ ряда ботаников (Коржинский, 1894; Гордягин, 1895; Говорухин, 1937; Крашенинников, 1937, 1939; Горчаковский, 1951, 1960, 1963; Игошина, 1966б; Клоков, 1973, и др.) можно заключить, что в пределах Кытлымских гор произрастают следующие эндемичные виды растений: *Agropyrum reflexiaristatum* Nevski,[1] *Bromus vogulicus* Socz., *Cerastium igoschiniae* Pobed., *C. krylovii* Schischk. et Gorczak., *Gypsophila uralensis* Less., *Minuartia helmii* (Fisch.) Schischk., *M. krascheninnikovii* Schischk., *Anemone biarmiensis* Juz., *Schivereckia kusnezovii* M. Alexeenko, *Alchemilla cunctatrix* Juz., *A. hyperborea* Juz., *A. obtusiformis* Alech., *A. pycnoloba* Juz., *A. rhiphaea* Juz., *A. tubulosa* Juz., *A. crassicaulis* Juz., *Linum boreale* Juz., *Epilobium uralense* Rupr., *Aulacospermum isetense* (Spreng.) Schischk., *Libanotis sibirica* (L.) C. A. Mey., *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Eritrichium uralense* Serg., *Lagotis uralensis* Schischk., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Senecio igoschinae* Schischk., *Saussurea uralensis* Lipsch., *Scorzonera ruprechtiana* Lipsch. et Krasch., *Hieracium konshakovskianum* Juxip, *H. kosvinskiense* Juxip, *H. krylovii* f. *gorczakovskianum* Juxip, *H. plurifoliosum* Schischk. et Steinb., *H. poliudovense* Juxip, *H. suberectum* Schischk. et Steinb., *H. suberectum* f. *pilosius* Juxip, *Thymus paucifolius* Klok., *Th. uralensis* Klok., *Th. kytlymiensis* Klok., *Th. pseudalternans* Klok.

Из реликтов здесь распространены следующие виды: *Rumex arcticus* Trautv., *Koeleria asiatica* Domin., *Cobresia simpliciuscula* (Wahl.) Maack, *C. bellardii* (All.) Degl., *C. sibirica* Turcz., *Alchemilla glabra* Neug., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Lathyrus gmelini* (Fisch.) Fritsch, *Bupleurum multinerve* DC., *Dryas punctata* Juz., *D. octopetala* L., *Saxifraga caespitosa* L., *Dianthus repens* Willd., *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey., *Pedicularis compacta* Steph., *Carex sabynensis* Less. ex Kunth, *C. caucasica* Stev., *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Alopecurus glaucus* Less., *Alyssum biovulatum* N. Busch, *Gentiana barbata* Froel., *Saussurea controversa* DC., *Cerastium pauciflorum* Stev. ex Ser., *Anemone reflexa* Steph., *Veronica spicata* L., *Cotoneaster melanocarpa* Lodd.

Бóльшая часть вышеперечисленных эндемичных и реликтовых растений в пределах Кытлымских гор растет преимущественно на местах выхода дунитов. В этих же условиях встречаются редкие растения; некоторые из них находятся здесь далеко за пределами своих ареалов. Так, по данным Л. П. Сергиевской (см.: Флора Западной Сибири X,

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» (1934—1960).



Картосхема расположения растительности дунитовых обнажений Кытлымских гор.

Очерченные участки — Кытлымские горные массивы; *крестиком* отмечены участки растительности дунитовых обнажений.

XII, 2) виды *Euphrasia altaica* Serg. и *E. krylovii* Serg. растут на Алтае, а *Thalictrum altaicum* (Schischk.) Serg. отмечен только на Алтае и в Семипалатинской обл. Эти виды обнаружены нами на дунитах горы Косьвинский Камень. На скале северной сопки вблизи «пропасти»,[2] на дунитах Ёвского перевала обнаружен *Androsace turczaninovii* Freyn. Здесь же растет и *Armeria sibirica* Turcz. ex Boiss. и изредка встречающаяся на Урале *Potentilla nivea* L. Обитающая в сосновых лесах южной части Среднего Урала *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz. найдена нами в единственном экземпляре в 1959 г. в горной тундре на вершине Серебрянского хребта, а в 1961 г. — в значительном количестве обнаружена в горно-тундровом поясе на южном склоне вершины горы Конжаковский Камень. Растущая на южном Урале и в южной части Среднего Урала *Primula macrocalyx* Bge. найдена нами у верхней границы леса на восточном склоне хребта Перевальный. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Carex atrofusca* Schkuhr, *C. saxatilis* L., редкие на Северном Урале, растут здесь только на Ёвском перевале, также в пределах дунитов. Европейский вид *Polygala amarella* Crantz, никем не указанный для Зауралья, в 1946 г. найден нами на лугах в подножии известковых скал около р. Ивдель выше г. Ивдель, а в 1962 и 1965 гг. собран на шлейфе восточного склона дунитового плеча горы Косьвинский Камень.

На Конжаковском Камне дунитами сложен Ёвский перевал, через который совершается переход с южного склона горы от р. Конжаковки на северный к р. Сев. Йов (Ёв). Он представляет собой плоскую, в центральной части вогнутую ступень в подножии крутого восточного склона вершины горы, имеет ширину 500—600 м и вытянут на 1 км на север. В северо-восточной и юго-восточной частях перевала поднимаются скалистые Северная и Южная Ёвские сопки. Перевал, лежащий выше верхней границы леса, на высоте свыше 1200 м над ур. моря, покрыт тундровой растительностью. В зависимости от мезорельефа, степени увлажнения и мощности слоя мелкозема, прикрывающего дуниты, на пере-

[2] «Пропасть» — местное название глубокой расщелины с отвесными стенками на восточном краю Ёвского перевала, образовавшаяся под действием бурных весенних вод.

вале сформировались различные ценозы. Наиболее интересными в флористическом отношении являются те, которые приурочены к щебнисто-глинистым участкам около «пропасти» и на шлейфе юго-западного склона северо-восточной Ёвской сопки, где слои мелкозема незначительной толщины, а кое-где даже обнажен дунитовый щебень. На этих местах Конжаковского Камня в основном и сформировались уникальные ценозы, наиболее насыщенные эндемичными, реликтовыми и редкими видами растений.

Около «пропасти» сформировалась пятнистая тундра. Слабо задернованные щебнисто-галечниковые пятна вспучивания, покрытые редкой растительностью, разобщены хорошо задернованными площадками и валиками, несущими фрагменты мохово-лишайниково-кустарничковой тундры. В травостое в значительном количестве присутствуют такие уральские эндемики, как *Cerastium krylovii* — 2,[3] *C. igoschiniae* — 2, *Saussurea uralensis* — 2, *Lagotis uralensis* — 2—3, *Gypsophila uralensis* — 1—2, *Anemone biarmiensis* — 2, *Minuartia helmii* — 1—2, *Thymus paucifolius* — 1—2. Здесь же рядом, на скалах северной Ёвской сопки, К. Н. Игошиной собран эндемичный для Урала *Schiverekia kusnezovii*, а у подножия южной Ёвской сопки среди валунов растет уральский эндемик *Linum boreale*. Из реликтов присутствуют *Cobresia simpliciuscula* — 3, *Dryas octopetala* — 2, *Koeleria asiatica* — 1—2, *Rhodiola quadrifida* — 1—2, *Dianthus repens* — 1—2, *Juncus trifidus* — 1—2, из редких растений — *Armeria sibirica* — 1—2. Игошиной указывается для данного участка, хотя и не типичный *Minuartia rubella*, а рядом на скале нами обнаружен *Androsace turczaninovii*, оказавшийся значительно севернее своего ареала.

Другие растения — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* Jurtz., *C. rupestris* Bell. ex All., *C. capillaris* L., *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor., *Festuca supina* Schur, *Deschampsia brevifolia* R. Br., *Juncus triglumis* L., *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *M. verna* (L.) Hiern, *Rumex arifolius* All., *Saxifraga hirculus* L., *Thalictrum alpinum* L., *Pedicularis oederi* Vahl, *Polygonum viviparum* L., *P. bistorta* L., *Silene acaulis* L., *S. repens* Patr., *Rhodiola rosea* L., *Luzula spicata* (L.) DC., *L. frigida* (Buchenau) Sam. ex Lindm., *Sanguisorba polygama* Nyl., *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Arabis septentrionalis* N. Busch, *Betula nana* L., *Salix arctica* Pall. — менее обильны и в основном являются арктическими и аркто-альпийскими видами, обычными для высокогорий Среднего и Северного Урала. Мхи и лишайники — *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *C. laevigata* Rass., *C. cucullata* (Bell.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm., *C. uncialis* (L.) Web., *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer., *Caloplaca elegans* (Link) Th. Fr., *Alectoria ochroleuca* (Ehrh.) Nyl., *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. — рассредоточены среди цветковых растений преимущественно на задернованных площадках пятнистой тундры.

Рядом с пятнистой тундрой, на шлейфе юго-западного склона северной Ёвской сопки сформировалась осоково-кобрезиевая тундра, которая по флористическому составу также является уникальной. Поверхность почвы здесь хорошо задернована. Дунитовая щебенка прикрыта слоем мелкозема мощностью 15—20 см, только кое-где наблюдаются небольшие пятна щебня и валунчики. Осоки и особенно плотные дернинки кобрезии создают мелкокочковатый микрорельеф. Травостой более однороден и менее пестр, нежели в пятнистой тундре. Наравне с осоками здесь доминирует *Cobresia sibirica*. Из эндемов произрастают *Cerastium krylovii* — 1—2, *Anemone biarmiensis* — 1—2, *Saussurea uralensis* — 2, *Lagotis uralensis* — 2—3; из реликтов и редких видов — *Cobresia*

[3] Обилие растений отмечено по пятибалльной системе: 5 — растение доминант, дает сплошное покрытие, другие элементы ценоза почти полностью скрыты в гуще его; 4 — очень обильно, доминирует, остальные компоненты рассредоточены пятнами; 3 — очень много, иногда в травостое содоминируют 2—3 вида; 2 — встречается рассеянно; 1 — мало, на общем фоне растений наблюдается только кое-где.

sibirica — 3—4, *Rumex arcticus* Trautv. — 1—2, *Dianthus repens* Willd. — 1—2, *Koeleria asiatica* — 2, *Carex atrofusca* Schkuhr, *C. saxatilis* L. — 1—2, *Minuartia stricta* (Sw.) Hiern — 1—2; *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. — 1—2. В сложении травостоя принимают участие также виды, обычные для горных тундр Северного Урала: *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* — 3—4, *Pachypleurum alpinum* — 2, *Rumex arifolius* — 1—2, *Polygonum bistorta* — 2, *P. viviparum* — 1—2, *Saxifraga hirculus* — 1—2, *Poa alpigena* (Fries) Lindm. — 1—2, *Deschampsia brevifolia* — 2, *Eriophorum angustifolium* Roth — 1—2, *Pedicularis oederi* — 1—2, *Thalictrum alpinum* — 1—2, *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. — 1—2, *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit. — 1, *Ranunculus borealis* Trautv. — 1—2, *Valeriana capitata* Pall. — 1—2, *Senecio resedifolius* Less. — 1—2, *Lloydia serotina* (L.) Reichb. — 1—2, *Betula nana* — 1—2, *Salix arctica* Pall. — 1—2. Кое-где обнаруживаются небольшие латки мхов *Aulacomnium turgidum* (Wahl.) Schwaegr. и *Rhacomitrium lanuginosum*.

Третьим уникальным ценозом на Конжаковском Камне является р а з н о т р а в н о - о с о к о в о - к о б р е з и е в а я тундра, сформировавшаяся на южном склоне амфитеатра, на шлейфе южной Ёвской сопки, в верховьях р. Конжаковки, в полосе контакта дунитов с пироксенитами и габбро. Почва здесь более дренированная, нежели на перевале, и хорошо задернована. Уклон участка на юг до 15°. Кое-где на поверхности выступают небольшие глыбы подстилающих пород. Травостой пестр и полидоминантен. *Cobresia sibirica* и здесь выступает в роли содоминанта. К нему примешиваются в небольшом количестве *Cobresia simpliciuscula* и *C. bellardii*. Некоторую пестроту вносят *Betula nana* — 2 и стелющийся *Salix arctica* — 2. Из эндемичных растений присутствуют *Lagotis uralensis* — 3, *Cerastium krylovii* — 1—2, *Saussurea uralensis* — 1—2, *Anemone biarmiensis* — 2, *Thymus paucifolius* — 2. Из реликтов, кроме *Cobresia sibirica* — 3, *C. simpliciuscula* — 1—2, *C. bellardii* — 1—2, здесь отмечены *Koeleria asiatica* — 1—2, *Dryas octopetala* — 1—2, *Dianthus repens* — 2, *Carex sabynensis* — 1—2; из редких растений — *Armeria sibirica* — 1, *Carex saxatilis* — 1—2. Остальные элементы ценоза в основном аркто-альпийцы и растения высокогорий Северного Урала: *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* — 3, *C. capillaris* — 2, *C. rupestris* — 2, *Pachypleurum alpinum* — 2, *Rumex arifolius* — 1, *Polygonum bistorta* — 2, *P. viviparum* — 2, *Saxifraga hirculus* — 1—2, *Poa sibirica* Roshev. — 1—2, *Deschampsia brevifolia* — 1—2, *Pedicularis oederi* — 1—2, *Thalictrum alpinum* — 2, *Myosotis asiatica* — 1—2, *Senecio campester* (Retz.) DC.—1, *Silene acaulis* — 1—2, *Sanguisorba polygama* — 1—2, *Ranunculus borealis* — 1—2, *Lloydia serotina* — 2, *Crepis chrysantha* — 2, *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bge. — 1—2, *Luzula frigida* — 1—2. Более обильны здесь мхи и лишайники — *Rhacomitrium lanuginosum* — 1—2. *Aulacomnium turgidum* — 3, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. — 3, *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb. — 1—2, *Alectoria ochroleuca* — 1—2, *Cetraria islandica* — 2, *C. cucullata* — 1—2, *C. nivalis* — 2, *Cladonia sylvatica* — 2, в общей сложности дающие покрытие почвы 25—30%.

Восточнее вышеописанных участков, в пределах хребта Серебрянского (см. рисунок) ниже скал, венчающих его восточный отрог, нами также описана уникальная к у с т а р н и к о в о - к о б р е з и е в а я тундра. Уклон участка на юг до 15°. Почва каменистая. Покрытие почвы травостоем 60—65%. Из трав доминирует *Cobresia bellardii* — 3—4. Из других реликтов присутствуют *Koeleria asiatica* — 1—2, *Bupleurum multinerve* — 1, *Dryas octopetala* — 3. Вне площадки кое-где по всему склону растет *Dasiphora fruticosa*. Группа эндемиков представлена *Gypsophila uralensis* — 2, *Thymus paucifolius* — 2, *Anemone biarmiensis* — 2. Другие растения, в основном аркто-альпийцы, обычны для высокогорий Северного Урала, такие как *Carex rupestris* — 1—2, *Festuca supina* — 2, *Allium schoenoprasum* L. — 1—2, *Polygonum viviparum* — 2, *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. — 1—2, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch. — 1—2, *Pachypleurum alpinum* — 1—2, *Artemisia norvegica* Fries — 1—2, *Crepis*

chrysantha — 1, *Polygonum bistorta* — 1—2, *Pedicularis oederi* — 1, *Galium septentrionale* Roem. et Schult. — 1—2, *Polygala comosa* Schkuhr — 1—2, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. — 1—2, *Vaccinium uliginosum* L. — 1—2, *Arctous alpina* (L.) Nied. — 1—2, более или менее равномерно рассредоточены среди других растений на описываемой площадке. В этом ценозе довольно обилен кустарниковый ярус, сформированный *Betula humilis* Schrank — 3, к которому в небольшом количестве примешиваются *Salix glauca* L. и *S. lapponum* L. Мхи и лишайники, давая покрытие почвы до 30%, представлены видами *Rhytidium rugosum* — 2—3, *Cladonia alpestris* (L.) Roth. — 2, *C. sylvatica* — 2, *Cetraria nivalis* — 1—2, *C. cucullata* — 1—2, *C. islandica* — 2, *Alectoria ochroleuca* — 1—2.

На горе Косьвинский Камень, как уже отмечено выше, дунитами сложен восточный отрог. На его плоской вершине сформировалась пятнистая тундра с фрагментами лишайниково-кустарничковой тундры. Здесь также сформировался уникальный комплекс эндемичных, реликтовых и редких растений. Из эндемов здесь растут *Thymus paucifolius* — 2, *Th. uralensis* — 1—2, *Th. pseudalternans* — 1—2, гибрид *Th. paucifolius* Klok. × *Th. pseudalternans* Klok — 1—2, *Dianthus acicularis* — 2, *Saussurea uralensis* — 2—3, *Schiverekia kusnezovii* — 1, *Cerastium igoschiniae* — 2, *C. krylovii* — 1—2, *Scorzonera ruprechtiana* — 1—2, *Minuartia helmii* — 1—2. Из реликтов: *Alyssum biovulatum* — 1—2, *Bupleurum multinerve* — 1—2, *Veronica spicata* — 1—2, *Gentiana barbata* Froel. — 1—2; из редких видов — *Euphrasia krylovii* — 1—2, *E. altaica* — 2, а вне описываемой площадки — *Thalictrum altaicum*, что уже отмечено нами (Сторожева, 1971), и *Polygala amarella*. Кроме перечисленных выше растений, здесь, как и в других ценозах, произрастают обычные для высокогорий Северного Урала виды: *Carex capillaris* — 2, *C. rupestris* — 2, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica* — 1—2, *Festuca supina* — 1—2, *Juncus triglumis* — 1—2, *Arabis septentrionalis* — 1—2, *Minuartia verna* — 2, *Silene repens* — 2, *Rumex arifolius* — 1—2, *Sanguisorba polygama* — 1—2, *Allium schoenoprasum* — 2, *Polygonum bistorta* — 1—2, *Silene acaulis* — 1—2, *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup — 2, *Solidago virgaurea* L. — 2, *Carex vaginata* Tausch — 1—2, *Campanula rotundifolia* L. — 1—2, *Minuartia biflora* — 1—2, *Vaccinium uliginosum* — 2, *Rosa acicularis* Lindl. — 1—2, *Juniperus sibirica* Burgsd. Лишайники, рассредоточенные преимущественно по задерненным участкам пятнистой тундры, представлены следующими видами: *Cetraria nivalis* — 1—2, *C. cucullata* — 1—2, *C. laevigata* — 2, *C. tilesii* Ach. — 1, *Alectoria ochroleuca* — 2, *Cladonia alpestris* — 1—2, *Thamnolia vermicularis* — 1, *Caloplaca elegans* — 3. Последний вид обильно покрывает дунитовую щебенку на обнаженных щебнисто-глинистых участках.

Такое сочетание и концентрация эндемичных, реликтовых и редких растений на дунитах, не наблюдающиеся на других породах, слагающих Кытлымские горы, не случайны. Причиной является, несомненно, особенность эдафических условий, способствовавших сохранению растений плейстоцена («плейстоценовый комплекс» по Крашенинникову, 1937), преобразованию частично в эндемичные формы, и формированию молодых эндемичных видов — *Saussurea uralensis*, *Cerastium igoschiniae*, *Thymus paucifolius*, *Th. uralensis*, *Th. kytlymensis*, *Th. pseudoalternans*.

Сопоставление флористического состава ценозов на дунитах показало, что общими для гор Косьвинского Камня и Конжаковского Камня оказались из эндемов только *Minuartia helmii*, *Thymus paucifolius*, *Cerastium igoschiniae*, *Schiverekia kusnezovii*, *Saussurea uralensis*. При этом последняя на Косьвинском Камне более типична, имеет белоснежное плотное опушение на нижней стороне листьев, как у своего родоначального вида *Saussurea controversa*. На Конжаковском Камне опушение листьев у *Saussurea uralensis* более рыхлое, т. е. они уклоняются в сторону другого родоначальника — *S. alpina*.[4]

[4] По данным исследования С. Ю. Липшица, *Saussurea uralensis* представляет собой помесь *S. controversa* DC.×*S. alpina*. DC. («Флора СССР», XXVII, 443).

Несмотря на одинаковые эдафические условия (дуниты), ряд растений, растущих на дунитах Косьвинского Камня, например *Dianthus acicularis*, *Scorzonera ruprechtiana*, *Alyssum biovulatum*, *Euphrasia altaica*, *E. krylovii*, *Thalictrum altaicum*, *Bupleurum multinerve*, *Gentiana barbata*, *Polygala amarella*, *Thymus pseudoalternans*, *Th. uralensis*, не обнаружены на дунитах Конжаковского Камня и, наоборот, все три вида кобрезии, *Armeria sibirica*, *Koeleria asiatica*, *Minuartia rubella*, *Androsace turczaninovii*, *Linum boreale*, *Dianthus repens*, *Dryas octopetala*, *Arctagrostis latifolia*, *Rumex arctica*, *Carex saxatilis*, *C. atrofusca*, *Rhodiola quadrifida* не растут на дунитах Косьвинского Камня. Какие факторы управляют столь неравномерным расселением «любителей» дунитовой среды, определить трудно. Возможно, причина заключается во влажности, так как дунитовый отрог Косьвинского Камня более сухой, нежели Ёвский перевал Конжаковского Камня. Причем в зимний период сильно обдуваемый открытый отрог Косьвинского Камня имеет тонкий снежный покров, а на некоторых участках снег начисто сдувается ветром, тогда как на Ёвском перевале Конжаковского Камня, защищенного с западной стороны высоким крутым склоном вершины горы, снежный покров достигает нескольких метров. Остающиеся на лето снежные сугробы в подножии склона, не успевшие растаять в течение весны («летующие снежники»), обильно увлажняют поверхность перевала в течение всего вегетационного периода.

В заключение следует отметить, что в последнее время вследствие массового посещения Кытлымских гор туристами и жителями близлежащих поселений многие редкие, эндемичные и реликтовые растения подвергаются уничтожению, особенно яркоцветущие виды. В целях сохранения как уникальной, так и вообще своеобразной растительности Кытлымских гор целесообразно всю территорию взять под охрану, а поток посетителей направлять по хорошо разработанным маршрутам квалифицированными проводниками.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1975). — Викторов С. В. (1947). Биологические индикаторы в геологии. Усп. совр. биологии, 23, 2. — Викторов С. В., Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. (1964). Растительные индикаторы почв, горных пород и подземных вод. — Виноградов А. П. (1938). Биогеохимические провинции и эндемии. ДАН СССР, 18, 4—5. — Виноградов А. П. (1948). Биогеохимические провинции. Тр. юбил. сессии АН СССР (100-летие со дня рождения В. В. Докучаева). — Виноградов А. П. (1954). Поиски рудных месторождений по растениям и почвам. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, X. — Высоцкий Н. К. (1904). Несколько геоботанических наблюдений на Северном Урале. Почвоведение, 2. — Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Гордягин А. Я. (1895). Растительность известковых скал на р. Туре в Пермской губернии. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 28, 2. — Городков Б. Н. (1926). Полярный Урал в верхнем течении р. Соби. Тр. Бот. музея АН СССР, 19. — Городков Б. Н. (1935). Материалы для познания горных тундр Полярного Урала. Тр. ледниковой экспедиции, 4. — Горчаковский П. Л. (1951). О реликтовой флоре известняковых береговых обнажений по рекам Ивдель и Тошемка на Северном Урале. ДАН СССР, 81, 4. — Горчаковский П. Л. (1960). О распространении и условиях произрастания дазифоры кустарниковой (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.) в связи с реликтовой природой ее уральских местонахождений. Зап. Свердловск. отд. Всес. бот. общ., 1. — Горчаковский П. Л. (1963). Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. Мат. по истории флоры и растительности СССР, VI. — Горчаковский П. Л., Н. П. Архипова. (1964). Растительный мир обнажений гранита, дунита и других горных пород на восточном склоне Среднего Урала. Зап. Свердловск. отд. Всес. бот. общ., 3. — Игошина К. Н. (1960). Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород. Бот. ж., 45, 4. — Игошина К. Н. (1966а). Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из). Бот. ж., 51, 3. — Игошина К. Н. (1966б). Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л. — Клоков М. В. (1973). Расообразование в роде тимьянов *Thymus* L. на территории Советского Союза. — Коржинский С. И. (1894). Следы древней растительности на Урале. Изв. Акад. наук, I. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Ю. Урала в связи с историей растительности и палеографией плейстоцена. Сов. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Ма-

л ю г а Д. П. (1947). О почвах и растениях как поисковом признаке на металлы. Природа, 6. — М а л ю г а Д. П. (1951). Опыт применения почвенно-флористического метода разведки в условиях Зауральской степной провинции. ДАН СССР, 76, 2. — М а л ю г а Д. П. (1954). Опыт применения биогеохимического метода поисков рудных месторождений на Южном Урале. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, X. — С о ч а в а В. Б. (1927). Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. Тр. Бот. музея АН СССР, 21. — С о ч а в а В. Б. (1933). На истоках рек Щугора и Северной Сосьвы. Изв. Геогр. общ., 65, 6. — С т о р о ж е в а М. М. (1971). К познанию флоры Кытлымских гор (Урал). Бот. ж., 56, 2. — Т к а л и ч С. М. (1960). Поиски месторождений полезных ископаемых с помощью растений. — Т ю л и н а Л. Н. (1931). Материалы по высокогорной растительности Южного Урала. Изв. Геогр. общ., 63, 5—6. — Ф л о р а Западной Сибири. (1927—1964), I—XII. — Ф л о р а СССР. (1934—1960), I—XXX.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР,
Свердловск.

Получено 9 VI 1976.

УДК 581.132 : 582.475

Т. М. Панченко

О ФОТОСИНТЕЗЕ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА *PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

T. M. P A N C H E N K O. THE PHOTOSYNTHESIS OF DWARF-PINE ELFIN WOOD *PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL UNDER THE CONDITIONS OF NATURAL

Изучался видимый фотосинтез кедрового стланика на юге Магаданской обл. на участках с различными высотными отметками. Установлено, что средние скорости фотосинтеза находятся в пределах 1.4—3.2 мг CO_2/г сыр. хвои·час, а максимальные скорости достигают 10—15 мг CO_2/г сыр. хвои·час. В разное время дня отмечается депрессия фотосинтеза с переходом в дыхание. К концу вегетации амплитуда колебаний газообмена уменьшается в 2—3 раза. Во многих случаях отмечена синхронность колебаний газообмена в хвое разного возраста и с разной высоты кроны. По световой зависимости фотосинтеза кедровый стланик можно характеризовать как теневыносливое растение. Низкие значения $K_{эфф}$ (0.04—0.06) свидетельствуют о незначительном положительном балансе органического вещества, что связано с интенсивным дыханием.

Наличие обширных лесных пространств на территории СССР и в ряде зарубежных стран, разнообразие лесов, связанное с различными природными условиями, а также возрастающая роль леса как одного из важнейших природных и экономических факторов обусловливают все более интенсивное развитие всесторонних эколого-физиологических исследований древесной растительности. Множество работ посвящено изучению фотосинтеза древесных, в том числе хвойных древесных пород (Иванов, 1946; Иванов, Коссович, 1930; Polster, 1950; Коссович, 1959, 1967; Любименко, 1963; Tranquillini, 1964; Цельникер, 1967; Малкина и др., 1970; Helms, 1970, 1972; Schaedle, 1975, и др.). Эти работы особенно интересны и важны тем, что дают возможность связать процессы, идущие внутри растения, с внешними условиями обитания и видимым накоплением органического вещества, продуктивностью лесных фитоценозов. В этом плане представляют интерес физиологические исследования древесных видов Северо-Востока СССР, отличительной особенностью которых является крайне медленный рост. До настоящего времени такие работы почти не проводились, в частности в литературе отсутствуют данные о фотосинтезе кедрового стланика — одной из двух важнейших лесообразующих пород в Магаданской области.

Кедровый стланик *Pinus pumila* — это стелющаяся форма, хорошо приспособленная к суровым условиям Северо-Востока: хвоя держится до 10 лет, но 40—60% ее общей массы составляет одно-, дву- и трехлетняя хвоя. Основная масса хвои сосредоточена в верхних двух третях вертикального профиля кедровников. В данной работе приводятся результаты определения видимого фотосинтеза кедрового стланика в естественных условиях.

Природные условия и объект исследования

Исследования проводились на юге Магаданской обл. в бассейне р. Дукча в 20 км от побережья Охотского моря (60° с. ш., 151° в. д.) с середины июля до конца сентября 1974 г. Район исследований относится к зоне хвойных лесов, для него характерны морозная снежная зима, умеренно теплое лето и достаточное количество осадков (Клюкин, 1970). Положительные среднемесячные температуры отмечаются с мая по сентябрь, наиболее теплый месяц — июль (средняя месячная температура воздуха 12.8°). Число дней со средней суточной температурой воздуха выше +5° — 116, а с температурой выше +10° — 67. Средняя продолжительность вегетационного периода около 120 дней. Преобладает пасмурная погода. Так, из 20 дней, когда определялся фотосинтез, только 3 дня были солнечными и ясными, при этом освещенность в верхнем ярусе кедровника достигала 30—40 тыс. лк (что составляет приблизительно 30—40% от полной солнечной освещенности), а температура воздуха поднималась до 26—30°; 10 дней были пасмурными и дождливыми, освещенность находилась в пределах 2—10 тыс. лк, а максимальная температура воздуха — 6—21°. Со второй декады сентября в безоблачные ночи отмечались заморозки на почве до —3°.

Площадки, на которых изучался кедровый стланик, расположены у основания и на склоне сопки юго-восточной экспозиции на высоте 240, 310, 445 м над ур. м. Несмотря на то что максимальная разница в высоте площадок 205 м, эффект проявления вертикальной зональности очень высокий: на нижней площадке общая фитомасса стланика равна 787 ц/га, средняя высота зарослей 2.5 м (Нестеренко, 1974), а на верхней площадке фитомасса в 6 раз меньше, средняя высота кедровника не более 0.5 м. Регистрация линейных приростов хвои стланика показала, что ее интенсивный рост на всех площадках закончился в конце июля, прирост в августе—сентябре составил 9—15% ее окончательной длины.

Методика

Наблюдаемый фотосинтез изучался на неотделенной хвое стланика кондуктометрическим методом (Вознесенский, 1971). Прибор градуировался методом смешивания растворов KOH и K_2CO_3. Время экспозиции — от 5 до 12 мин. Сырой вес хвои в ассимиляционной камере составлял 0.1—1.2 г. Скорость тока воздуха колебалась в пределах 2.5—6.0 л/час, или 0.05—0.6 л/см^2·час. Обеднение воздуха в камере углекислотой доходило в среднем до 33%, но в отдельных случаях превышало 50% (при исходных концентрациях CO_2 в воздухе под пологом кедровников 1.07±0.09 мг/л). Однако вычисление коэффициента корреляции между скоростью тока воздуха и интенсивностью фотосинтеза хвои (r=—0.28) показало почти полное отсутствие зависимости между этими показателями. Оценка точности работы прибора в условиях естественных колебаний концентрации CO_2 в воздухе под пологом стланиковых зарослей была проведена следующим образом.

Были выбраны 28 пар значений концентрации CO_2 в воздухе, определенной последовательно с интервалом 15—35 мин. Для каждой пары значений (p_1 и p_2) была вычислена относительная погрешность ε по формуле

$$\varepsilon = \frac{2(p_1 - p_2)}{(p_1 + p_2)} \cdot 100\%.$$

Пределы колебаний средней для всего ряда относительной погрешности на уровне значимости 0.05 составили 14±3.3%. Анализом 30 пар значений концентрации CO_2 в воздухе лаборатории, определенной последовательно с интервалом не более 10 мин, установлены пределы колебаний средней относительной погрешности 10.3±4.7%. Следовательно, при работе с прибором в зарослях кедровников достоверными следует считать различия

содержаний CO_2 в контрольных и опытных определениях, превышающие 17%, а при работе в лаборатории — различия, превышающие 15%. Сравнивалось содержание CO_2 в воздухе лаборатории, определенное кондуктометрически и методом ассимиляционной колбы. Первым способом получен результат 1.24 ± 0.05 мг CO_2/л, вторым способом — 1.26 ± 0.22 мг CO_2/л. Разница в результатах несущественна.

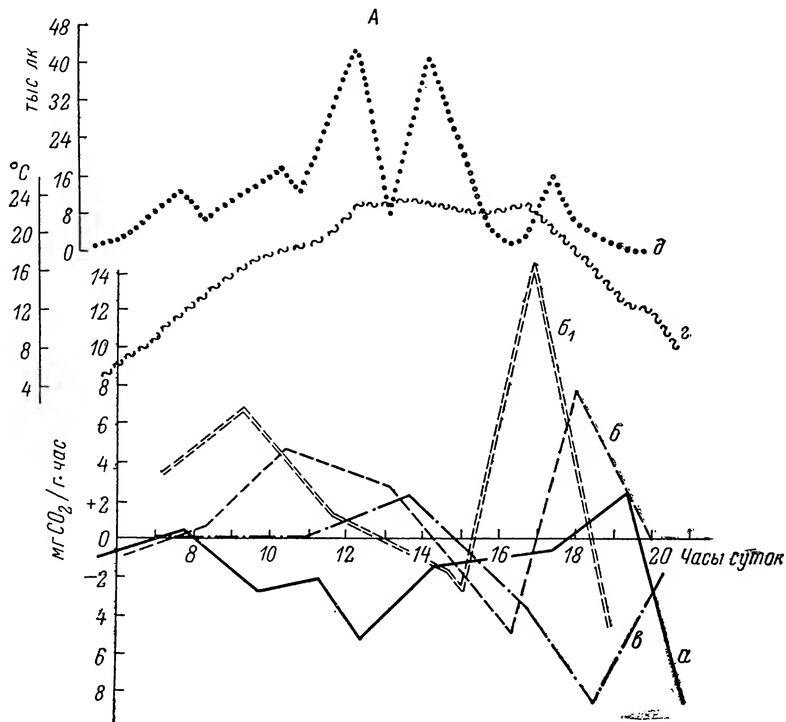
Для хвои разного возраста (одно-, дву- и трехлетней) с разной высоты кроны на каждой из трех площадок было получено 6—8 кривых дневного хода наблюдаемого фотосинтеза в разное время вегетационного периода. В один день снимали точки для трех-четырех кривых. Одновременно проводили определения температуры воздуха и освещенности в месте нахождения камеры с хвоей и относительной влажности воздуха. Отмечали погодные условия: характер и степень облачности, наличие или отсутствие ветра, дождь, туман и т. п. Было определено соотношение площади поверхности хвои, сухого и сырого веса. При вычислении дневного усвоения CO_2 был использован графический метод (Ничипорович, 1956): площадь, ограниченная кривой газообмена и осью абсцисс, умножалась на масштабные данные (число часов в 1 см по оси абсцисс и число мг CO_2/г хвои·час в 1 см по оси ординат).

Результаты и обсуждение

Характер кривых дневного хода наблюдаемого фотосинтеза зависит от погодных условий, возраста хвои, времени и места определения. В дни с ясной солнечной погодой у кедрового стланика отмечаются обычно два максимума интенсивности фотосинтеза: первый в 9—13, второй — в 17—18 час. Между ними — снижение фотосинтеза вплоть до перехода в дыхание при довольно высоких освещенностях. По абсолютным значениям фотосинтеза может быть больше то первый, то второй максимум (рис. 1, *А*, *В*). В пасмурную погоду, когда освещенность в зарослях кедрового стланика не превышает 7 тыс. лк (рис. 1, *Д*), кривые дневного хода фотосинтеза многовершинные с наиболее выраженными максимумами в 13—14 и 18 час. В случае переменной облачности в первой половине дня (до 6 баллов) с последующим дождем с 14.35 до 17.00 кривые дневного хода фотосинтеза до начала дождя можно считать одновершинными (рис. 1, *Б*). В этом случае, когда освещенность не превышала 20 тыс. лк, отмечается прямая зависимость фотосинтеза от освещенности. При более высоких значениях освещенности (до 44 тыс. лк), наоборот, происходило резкое полуденное снижение видимого фотосинтеза с последующим значительным подъемом (рис. 1, *А*). Однако в целом воздействие множества естественных факторов в различных сочетаниях делает неотчетливой, невыраженной зависимость газообмена от какого-либо одного из них.

Ход кривых газообмена в хвое разного возраста и с разной высоты кроны является во многих случаях почти синхронным, но имеют место и резкие расхождения. В период интенсивного роста (рис. 1, *А* и *Д*) газообмен молодой хвои в течение почти всего дня может представлять собой дыхание с кратковременными переходами в фотосинтез. В это время наибольших значений достигает фотосинтез дву- или трехлетней хвои. Когда однолетняя хвоя в основном сформирована, интенсивность ее фотосинтеза значительно повышается, становясь больше, чем у двулетней хвои (рис. 1, *В*). К концу вегетации максимальные значения фотосинтеза одно-, дву- и трехлетней хвои сближаются (рис. 1, *Б*, *Г*). Подобные изменения скоростей наблюдаемого фотосинтеза по мере формирования листьев или хвои уже описаны (Helms, 1970; Schaedle, 1975).

Обращают на себя внимание довольно частые депрессии видимого фотосинтеза в течение дня с переходом в дыхание. Продолжительность фотосинтеза в течение всего периода вегетации колеблется от 3 до 9 час. в день. Скорости дневного дыхания хвои, вычисленные в виде средних из трех максимальных значений для каждого варианта, находятся в пределах 2.0—9.5 мг CO_2/г сыр. хвои·час; скорости видимого фотосинтеза, вычисленные



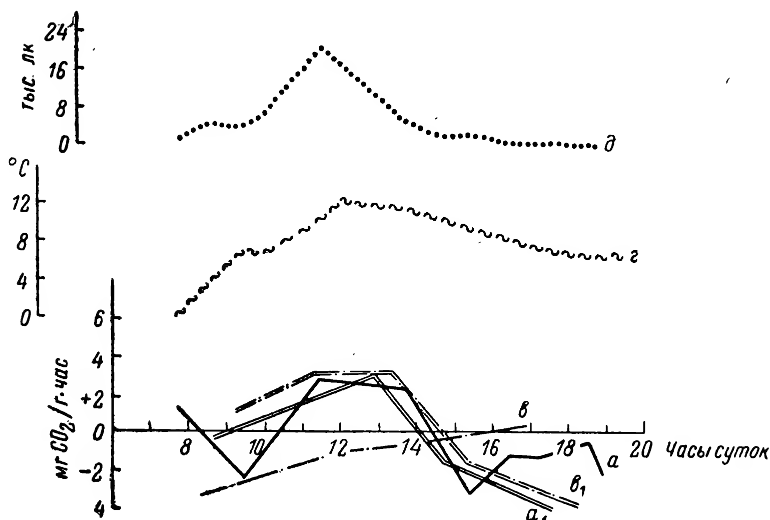
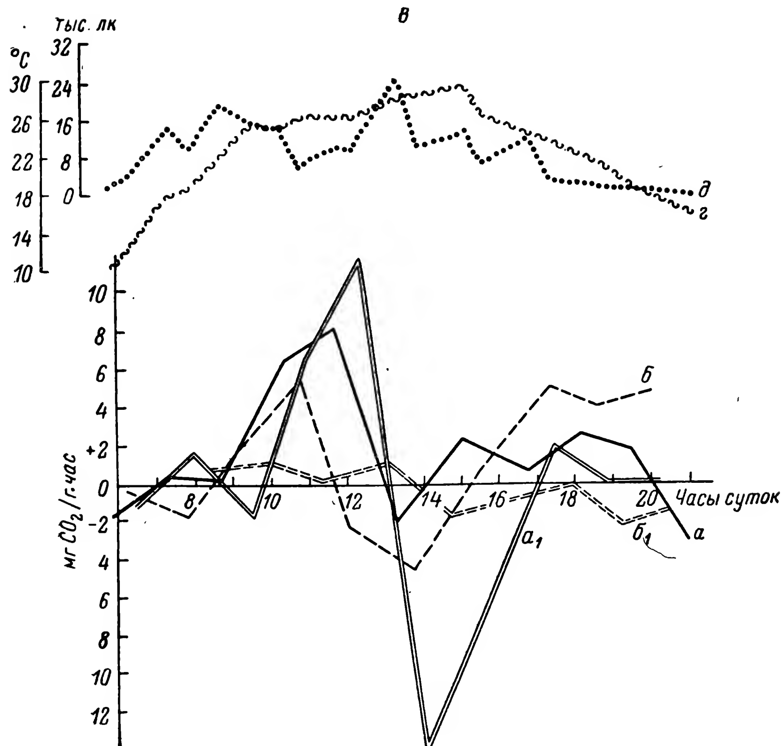


Рис. 1. Дневной ход видимого фотосинтеза хвои кедрового стланика в середине и конце вегетации.

А — площадка на высоте 240 м над ур. моря у основания сопки (30 VII 1974); *Б* — там же, 25 IX 1974; *В* — площадка на высоте 310 м над ур. моря в средней части склона крутизной 26° (8 VIII 1974); *Г* — там же, 4 IX 1974; *Д* — площадка на высоте 445 м над ур. моря в верхней части склона крутизной 10° (22 VII 1974); *Е* — там же, 6 IX 1974.
а, б, в — видимый фотосинтез соответственно одно-, дву- и трехлетней хвои верхнего яруса кроны (на площадке на высоте 445 м над ур. моря — из середины кроны); $а_1$, $б_1$, $в_1$ — видимый фотосинтез одно-, дву- и трехлетней хвои нижнего яруса кроны; *г* — температура воздуха; *д* — освещенность.



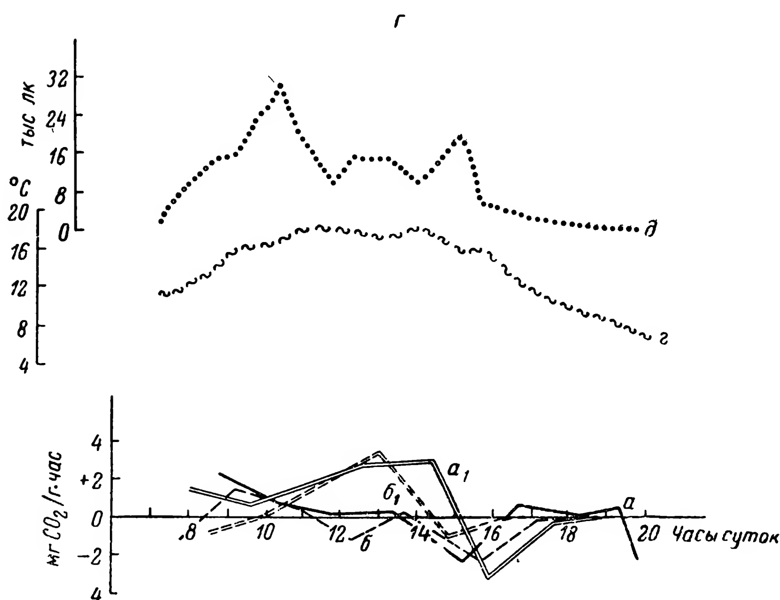


Рис. 1 (*продолжение*).

таким же образом, — в пределах 3.1—9.4 мг CO_2/г сыр. хвои·час. Следовательно, размах колебаний выделения и поглощения CO_2 примерно одинаков. Анализ графиков дневного хода газообмена показывает, что к концу вегетации амплитуда колебаний уменьшается в 2—3 раза, но и в середине вегетации в менее благоприятных условиях (площадка на высоте 445 м над ур. моря) амплитуда колебаний газообмена значительно меньше, чем в более благоприятных условиях.

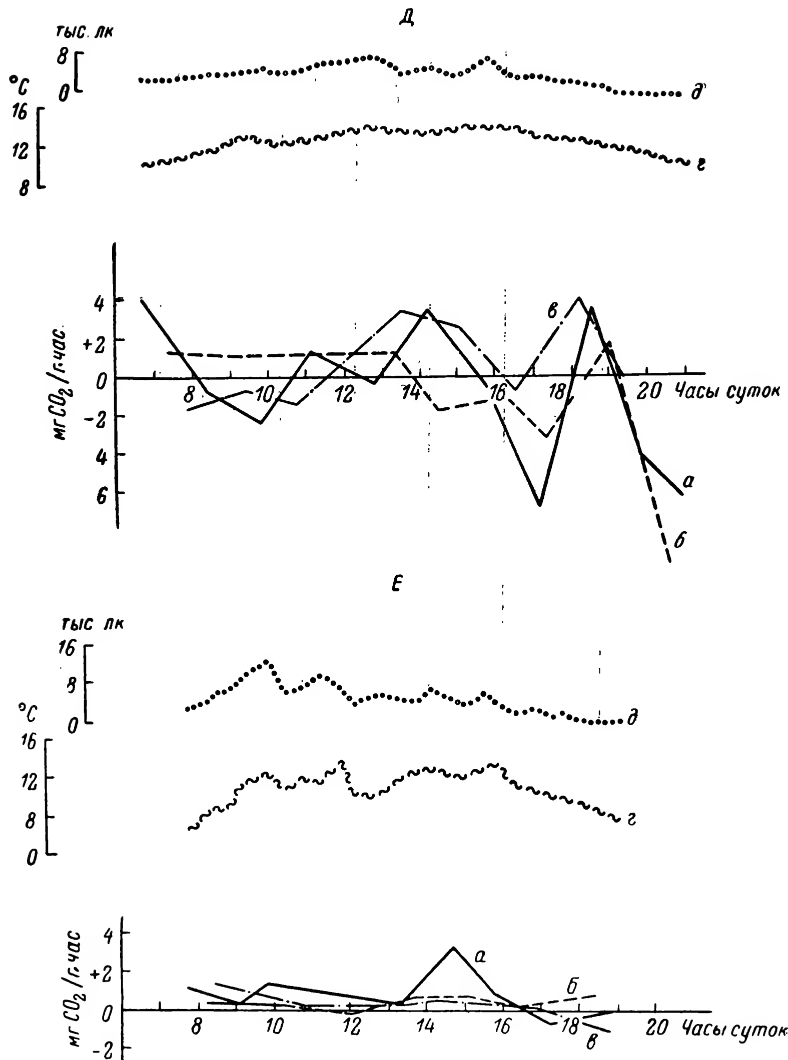


Рис. 1 (*продолжение*).

К этому нужно добавить, что при определении фотосинтеза хвои кедрового стланика бескамерным методом (Аликов, 1973), основанным на учете изменений содержания углерода в хвое (неопубликованные данные), также были отмечены значительные депрессии фотосинтеза в течение дня. Если скорости поглощения углерода, вычисленные как средние из трех максимальных значений, составляли 8.4—10.3 мг С/г сух. хвои·час, то скорости его выделения были не намного меньше: 5.9—8.6 мг С/г сух. хвои·час. Подробное изучение ночного дыхания не проводилось. Однако интересно то, что средние скорости поглощения углерода, характеризующие период с 19 до 7 час., не превышали 1.8—2.4 мг С/г сух. хвои·час, т. е. были в 2.5—5 раз ниже, чем в дневные часы.

Для характеристики газообмена на протяжении всего вегетационного периода были вычислены средние из 12—18 максимальных значений скорости видимого фотосинтеза хвои для каждого варианта (см. таблицу). Эти значения оказались очень близкими: в пределах от 1.4 до 3.2 мг CO_2/г сыр. хвои·час, хотя в отдельных случаях скорости фотосинтеза достигали 10—15 мг CO_2/г сыр. хвои·час. Эти цифры находятся в тех же пределах, в которых, по литературным данным, колеблются значения интенсивности фотосинтеза 10 видов сосны: от 2.8 до 15.5 мг CO_2/г сыр. хвои·час (Коссович, 1959). В статье Вовинкля (Vowinckel et al., 1975)

Средние характеристики газообмена хвои кедрового стланика

Высота расположения площадки над ур. м., возраст и расположение хвои в кроне	Средняя продолжительность фотосинтеза в день, часы	Средняя интенсивность фотосинтеза			Среднее усвоение CO_2 в день $Ф_{CO_2}$	Среднее выделение CO_2 в день	Средний итог за день	$K_{эфф}$
		мг CO_2/г сыр. хвои · час	мг CO_2/г сух. хвои · час	мг CO_2/дм² · час	мг CO_2/г · сух. хвои			
240 м над ур. м., верхний ярус кроны — 2.2 м над землей								
Хвоя однолетняя	5	1.7	3.8	3.1	19.0	17.3	+1.7	0.06
Хвоя дву- и трехлетняя	4	2.6	5.2	4.3	20.6	16.9	+3.7	0.06
Нижний ярус кроны — 0.8 м над землей								
Хвоя однолетняя	6	2.5	5.2	3.6	31.0	23.8	+7.2	0.04
Хвоя дву- и трехлетняя	4	3.2	6.7	4.6	26.7	31.0	—4.3	
310 м над ур. м., верхний ярус кроны — 1.5 м над землей								
Хвоя однолетняя	9	1.8	4.0	3.1	35.9	10.8	+25.1	0.04
Хвоя двулетняя	6	1.8	3.8	3.0	22.8	15.4	+7.1	0.06
Нижний ярус кроны — 0.6 м над землей								
Хвоя однолетняя	5	2.7	6.1	4.4	30.6	37.5	—6.9	
Хвоя двулетняя	4	2.1	4.4	3.2	17.4	32.9	—15.5	
445 м над ур. м., середина кроны — 0.7 м над землей								
Хвоя однолетняя	8	1.5	3.3	2.5	26.4	15.2	+11.2	0.05
Хвоя двулетняя	8	1.8	3.8	2.9	30.5	8.3	+22.2	0.04
Хвоя трехлетняя	8	1.4	2.9	2.2	23.0	5.5	+17.5	0.05

также приводятся близкие по величине максимальные скорости фотосинтеза (0.6—3.2 мг CO_2/г·час) трех видов сосны, обитающих на субальпийской или субарктической границе леса.

По графикам дневного хода газообмена были найдены приближенные значения суммарного количества углекислоты, усвоенной каждым граммом хвои за световой день (дневное усвоение CO_2 или $Ф_{CO_2}$) и выделенной в процессе дыхания за это же время. С помощью этих данных был вычислен итог газообмена для каждого дня наблюдений, а также средние значения этих показателей для каждого варианта (см. таблицу). Оказалось, что итог газообмена за светлое время суток в среднем для всего периода вегетации является в большинстве случаев положительным. Только на площадках, где высота стланика была 2—3 м, хвоя нижних ярусов, составляющая до 15% ее общего количества, фотосинтезировала с отрицательным балансом.

Определение весовых запасов фитомассы кедрового стланика на этих же площадках (Нестеренко, 1974) позволило рассчитать для каждой площадки средние значения прироста текущего года относительно веса хвои: 14.1, 16.8 и 13.7%. Следовательно, 1 г хвои обеспечивает средний прирост за вегетационный период, равный 0.14—0.17 г сухого органического вещества. Если считать, что вегетационный период составляет примерно 120 дней, то накопление сухого вещества 1 г хвои за день (чистая суточная продуктивность $Ф_{ч.пр}$) в среднем равна 1.2—1.4 мг сухого вещества. Как известно, теоретически количество CO_2, усвоенное в процессе фотосинтеза за день ($Ф_{CO_2}$), и чистая суточная продуктивность фотосинтеза находятся в соотношении

$$Ф_{ч.\ пр.} = Ф_{CO_2} K_{эфф} \text{ (Ничипорович, 1956),}$$

где $K_{эфф}$ — коэффициент эффективности фотосинтеза, максимальное значение которого равно 0.64 (если прямыми продуктами фотосинтеза явля-

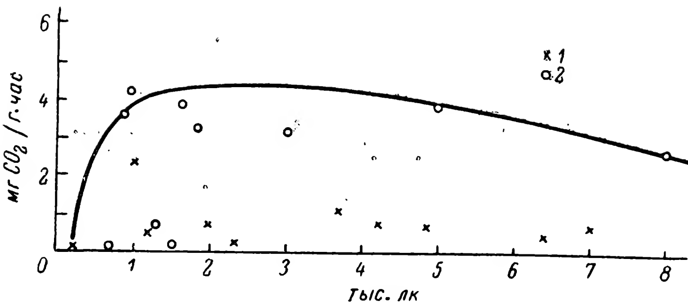


Рис. 2. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у дву- и трехлетней хвои на высоте 445 м над ур. моря при температуре воздуха 10—15° и концентрации CO_2 в воздухе под пологом кедрового стланика 1.0 мг/л.

1 — фотосинтез при влажности воздуха 60—84% и температуре воздуха 12.6°, 2 — фотосинтез при влажности воздуха 42—55% и температуре воздуха 13.6°.

ются углеводы). Однако расходы на дыхание снижают $K_{эфф}$ до 0.5—0.3 и ниже. В данной работе были рассчитаны конкретные средние значения $K_{эфф}$ для всего периода вегетации кедрового стланика для тех вариантов, когда баланс газообмена был положительный (см. таблицу). $K_{эфф}$ оказался очень низким (0.04—0.06), что подтверждает большие расходы на дыхание. По мнению многих исследователей (Тихомиров, 1963; Billings, Mooney, 1968), повышенная интенсивность дыхания, являясь характерной особенностью северных растений, способствует освобождению энергии, необходимой для повышения устойчивости к неблагоприятным внешним условиям. Интенсивное дыхание — одна из причин незначительного положительного баланса органического вещества.

Нами сделана попытка установить зависимость фотосинтеза от освещенности по данным, полученным в естественных условиях. Для построения одной световой кривой (рис. 2) было использовано 21 значение видимого фотосинтеза дву- и трехлетней хвои с одной высоты кроны на одной и той же площадке при небольшом диапазоне температур воздуха (10—15° С) и при концентрации CO_2 в воздухе под пологом кедрового стланика не менее 1.0 мг/л. Более однородных данных выбрать не удалось. Все точки были нанесены на график, и световая кривая была проведена как их огибающая (Вознесенский, 1974). При этом точки расположились как бы двумя слоями, параллельными оси абсцисс. Верхний слой точек — это скорости фотосинтеза при относительной влажности воздуха 42—55% и средней температуре воздуха 13.6°. Нижний слой — скорости фотосинтеза при влажности 60—84% и температуре 12.6°. Судя по получившейся световой кривой, можно заключить, что кедровый стланик в данных условиях является крайне теневыносливым, так как и компенсация, и насыщение фотосинтеза происходят при очень низких значениях освещенности. Это вполне объяснимо световыми условиями обитания: в 38% случаев определения освещенности на данном участке она не превышала 2 тыс. лк, в 61% случаев — 4 тыс. лк. Интересно, что при насыщении фотосинтеза светом в условиях более высокой влажности воздуха скорости фотосинтеза примерно в 2 раза ниже (нижний слой точек), чем при низкой влажности воздуха.

Выводы

1. Средние скорости видимого фотосинтеза кедрового стланика в естественных условиях колеблются в пределах от 1.4 до 3.2 мг CO_2/г сыр. хвои·час, а максимальные его интенсивности достигают 10—15 мгCO_2/г сыр. хвои·час.

2. В дневных ходах интенсивности фотосинтеза наблюдается депрессия, приводящая к выделению CO_2 растениями в светлое время дня. Причины депрессии не установлены.

3. В дневных колебаниях видимого фотосинтеза нет четко выраженной зависимости от освещенности и температуры воздуха. Во многих слу-

чаях отмечена синхронность колебаний газообмена в хвое разного возраста и с разной высоты кроны.

4. Фотосинтез кедрового стланика насыщается светом около 1 тыс. лк, что свидетельствует о теневыносливости этого растения.

В заключение благодарю В. Л. Вознесенского за консультации, ценные советы и помощь при обработке материала.

ЛИТЕРАТУРА

Аликов Х. К. (1973). Фотоколориметрический метод определения содержания углеводов в листьях мокрым сжиганием в хромовой смеси. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. — Вознесенский В. Л. (1971). Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания в полевых условиях. — Вознесенский В. Л. (1974). Интенсивность, динамика и адаптационные особенности CO_2-газообмена растений жарких пустынь (на примере Юго-Восточных Каракумов). Докт. дис. Л. — Иванов Л. А. (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. — Иванов Л. А., Н. Л. Коссович. (1930). О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна. Журн. Русск. бот. общ., 15, 3. — Клюкин Н. К. (1970). Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. — Коссович Н. Л. (1959). О фотосинтезе и дыхании различных видов некоторых родов древесных растений и о соотношении этих процессов как показателе роста и урожайности. В кн.: Проблемы фотосинтеза. — Коссович Н. Л. (1967). Фотосинтез и продуктивность 45-летних елей в елово-лиственном древостое в результате рубок ухода 6-летней давности. В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. — Любименко В. Н. (1963). Избранные труды. — Малкина И. С., Ю. Л. Цельникер, А. М. Якшина. (1970). Фотосинтез и дыхание подроста. — Нестеренко А. И. (1974). О продуктивности кедровостланиковых зарослей на Охотском побережье. В кн.: Биологические проблемы Севера, VI симп. Якутск. — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Цельникер Ю. Л. (1967). Проблемы изучения синтеза органического вещества лесными фитоценозами. В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. — Billings W. D., H. A. Mooney. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev., 43, 4. — Helms J. A. (1970). Summer net photosynthesis of Ponderosa Pine in its natural environment. Photosynthetica, 4, 3. — Helms J. A. (1972). Environmental control of net photosyntesis in naturally growing *Pinus ponderosa* Laws. Ecology, 53, 1. — Polster H. (1950). Die physiologischen Grundlage der Stofferzeugung im Walde. — Schaedle M. (1975). Tree photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol., 26. — Tranquillini W. (1964). Photosynthesis and dry matter production of trees at high altitude. In: Formation of wood in forest trees. — Vowinckel T., W. C. Oechel, W. G. Boll. (1975). The effect of climate on the photosynthesis of *Picea mariana* at the subarctic tree line. I. Field measurement. Canad. J. Bot., 53, 7.

Лесная опытная станция ДальНИИЛХ, Магадан.

Поступило 20 VII 1977.

УДК 581.55 (470.7)

Н. И. Непомилуева

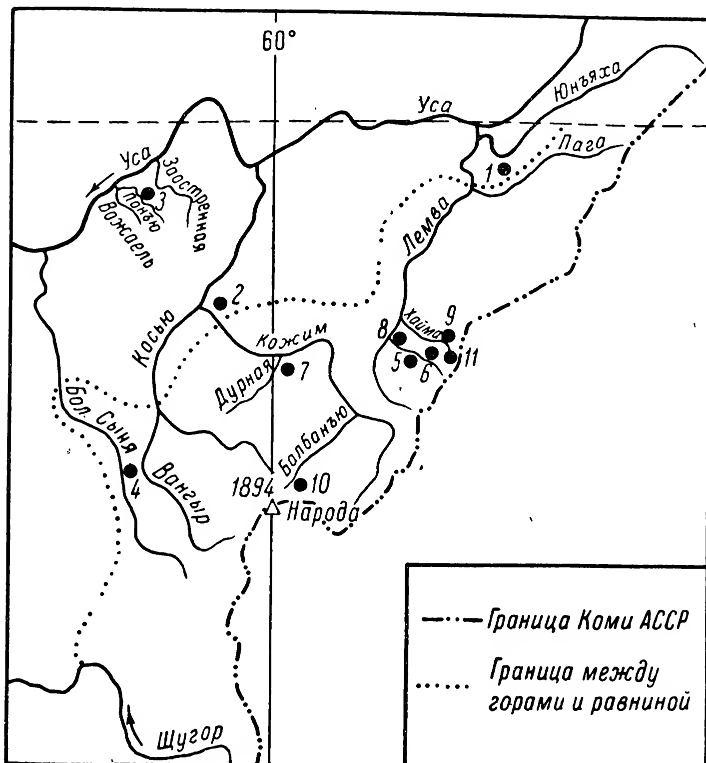
РЕДКИЕ ФИТОЦЕНОЗЫ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

N. I. NEPOMILUYEVA. RARE PHYTOCOENOSES OF SUBPOLAR URAL

На западном макросклоне Приполярного Урала (Коми АССР) выявлены и предложены для охраны редкие фитоценозы. Приводится описание наиболее ценных участков равнинных и горных лесов, горных тундр, кустарниковых зарослей и растительности скал. В составе лесных, тундровых и скальных сообществ отмечены эндемичные, реликтовые, очень редкие виды, виды на границе ареала и красивоцветущие растения, требующие охраны в первую очередь.

В течение нескольких лет (1964, 1966, 1971—1974 гг.) геоботаники Коми филиала АН СССР[1] изучали флору и растительность Приполярного Урала. В ботаническом отношении эта территория до сих пор оставалась

[1] Кроме автора, в исследованиях участвовала А. Н. Лащенкова.



Местонахождения редких фитоценозов Приполярного Урала.

1 — озеро Юнъяхаты; *2* — болото Вадчарты; *3* — реки Понъю, Вожаёль, Заостренная; *4* — урочище «Богатырь-щелья»; *5, 6* — р. Парнокаю; *7* — ручей Нижний Саледы-Шор; *8* — р. Лемва; *9* — р. Хайма; *10* — р. Балбанъю; *11* — гора Хайма.

почти не исследованной. Приполярный Урал в пределах Коми АССР — самая высокогорная часть Уральского хребта; здесь расположены высокие горы — Народа (1894 м), Манарага (1820 м) и другие с альпийскими формами рельефа, с ледниками и снежниками. Регион характеризуется сложным геологическим строением, холодным и влажным климатом, поясным распределением почвенно-растительного покрова, связанным с высотой над уровнем моря. Особенности флористического состава обусловлены не только климатом, но и своеобразием геологической истории, географическим положением на стыке Европы и Азии, характером горных подстилающих пород. На распределение растительных сообществ большое влияние оказывают крутизна и экспозиция склонов, мощность почвенного покрова, действие постоянных ветров, гидрологический режим и другие факторы.

Природа Приполярного Урала еще сравнительно мало нарушена промышленным производством, но влияние человека на естественную среду с каждым годом все усиливается. С давних пор горные тундры используются под выпас оленей, а горные леса вырубаются оленеводами, выгорают от пожаров, возникших по вине человека. В разных частях Приполярного Урала работают многочисленные геологоразведочные экспедиции, а в районе добычи горного хрусталя созданы постоянные жилые поселки. В последнее десятилетие природа Приполярного Урала испытывает все возрастающее отрицательное влияние со стороны потока туристов. Вдоль основных туристических маршрутов происходит вытаптывание растительности и загрязнение среды, вспыхивают пожары, имеются случаи браконьерства, несоблюдения установленных правил охоты и рыбной ловли.

В настоящее время подготовлен и передан на рассмотрение Совета Министров РСФСР проект создания Природного парка Коми АССР. Организация парка должна сыграть большую роль в деле охраны живописных

ландшафтов Приполярного Урала, его уникальных памятников природы, в организации туризма, отдыха, учебно-познавательных экскурсий и выделения абсолютно охраняемых ландшафтов, особенно ценных с научной точки зрения.

На основании наших флористических и геоботанических исследований мы предлагаем выделить и объявить заповедными участки естественной растительности в разных ландшафтных зонах Приполярного Урала: равнинной, предгорной и горной (см. рисунок).

Равнинная зона

1. Лесотундра. Березовый ельник чернично-зеленомошный с кедром сибирским (Betuleto-Piceetum myrtilloso-hylocomiosum et *Pinus sibirica*). Это самое северо-восточное островное местонахождение кедра на европейском севере. Кедр здесь представляет собой реликт исчезнувшего обширного ареала, который существовал в периоды потеплений плейстоцена и голоцена (Непомилуева, 1974). Лесной островок находится в левобережной части верхнего течения р. Усы, на междуречьи Юнъяхи и Паги, на расстоянии 200 км к северо-востоку от границы основного ареала кедра.

Группа кедров из 23 деревьев растет на берегу оз. Юнъяхаты (66°24′с. ш. и 62°11′ в. д.). Северо-западный берег озера представляет собой плоскую моренную возвышенность (104 м над ур. моря). Почва торфянисто-подзолисто-глееватая, супесь на суглинке. Мощность моховой подстилки 13 см, в подзолистом горизонте (13—19 см) встречаются угли. Дренированная плоская вершина занята смешанным лесом пирогенного происхождения.

В древостое выделяются три полога (см. таблицу). В первом из них господствует ель с примесью березы и кедра. Кедр плодоносит, кроны его имеют овальную и обратнояйцевидную формы. Высота прикрепления живых ветвей 2.5—4.3 м, кора сосновидная с поперечной трещиноватостью. Под кронами на земле найдены старые шишки. Второй полог состоит из березы со значительным участием ели и единичным — кедра. Третий полог сложен подростом этих же пород, причем доля кедра в составе существенно возрастает (до 20%). Распространение подроста групповое, состояние удовлетворительное. У ели и кедра сухостоя мало — 5—10%; у березы идет более интенсивное изреживание, сухостой составляет 36%. На учетной площади (400 м^2) растет 21 молодой кедр высотой от 0.1 до 4.2 м, преобладают особи высотой 0.8—2.5 м. Около 14% кедрового подроста поражено снежным шютте. У таких растений рост в высоту замедленный (2.4—3.1 см в год). У здорового подроста высотой более 2 м прирост в высоту хороший, в среднем до 10 см, максимальный — более 20 см в год.

Кустарниковый ярус сложен *Rosa acicularis* и *Sorbus aucuparia* (2—3 гр.),[2] высота его 1.5—3 м. В травянисто-кустарничковом ярусе господствует *Vaccinium myrtillus* (4—5) с примесью *Lerchenfeldia flexuosa* (3), *Empetrum nigrum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Linnaea borealis* (2—3); менее обильны (2) *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*. Моховой покров сплошной, состоит в основном (70—80%) из зеленых мхов: *Pleurozium schreberi* (5), *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* (2), меньше в нем *Polytrichum commune* (30%), небольшими пятнами присутствуют лишайники *Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*, *C. alpestris*, *C. coccifera*, *C. gracilis*.

В лесу и на болоте, окружающих оз. Юнъяхаты, обитают бурый медведь, северный олень, глухарь, куропатка. На р. Юнъяха гнездятся крохаль и гагара. В озере водятся пелядь, сиг, щука, окунь, в реке — хариус. На озере постоянно бывают рыбаки, охотники, а осенью — сборщики грибов и ягод.

---

[2] Обилие дано по шкале Друде.

Таксационные элементы древостоя

Полог	Состав по числу стволов	Полнота	Порода	Высота, м	Диаметр, см	Возраст, лет
			Оз. Юнъяхаты			
I	6Е3Б1К	0.6	К	12—13	36—38	—
			Е	10—14	16—22	140
			Б	10	16—22	—
II	7Б3Е+К (3%)	0.4	Е	—	8—10 (14)	—
			Б	8	8—10 (12)	75
III (подрост)	4Е4Б2К	—	К	0.8—2.5	2—3.5	40—50
			Е	0.2—3.0	—	—
			Б	3.5—4.5	3.7—4.2	40—62
			Окраина болота Вадчарты			
I	4К3Е3Б	0.2	К	10—13 (16)	30—40 (57)	310
			Е	10	16 (24)	130
			Б	10	14 (18)	80
II	4Е6Б ед. К	0.3	К	6	6—10	—
			Е	—	8—10 (14)	—
			Б	—	8—10 (12)	—
III (подрост)	5Б4К1Е	—	К	0.32—0.82	0.4—1.5	17—31
				1.12—2.15	2.6—3.2	29—52
			Е	1.0—2.50	—	—
			Б	0.5—3.0	—	—

Примечание. К — кедр, Е — ель, Б — береза; Цифры в скобках — максимальные значения.

Участок леса с кедром необходимо взять под строгую охрану, оберегать его от пожара, от поломки и рубки деревьев. Особое внимание следует обратить на сохранение кедрового подроста.

2. Крайнесеверная тайга. Правый берег р. Кожим, окраина переходного болота Вадчарты (65°47′ с. ш. и 59°39′ в. д.). Здесь расположено островное местонахождение кедра за пределами ареала. Кедр растет в экологических условиях, близких к экстремальным.

Елово-березовый кедровник травяно-хвощево-сфагновый (Piceeto-Betuleto-Cembretum herboso-equisetoso-sphagnosum) тянется узкой полосой вдоль юго-восточной окраины болотного массива. Почва торфянисто-глеевая, супесчаная, глубина грунтовых вод 23 см, мощность моховой подстилки 23 см. Древесный ярус по сомкнутости крон неравномерный, составляющие его растения угнетены: кедр и ель Vб класса бонитета, у березы он выше — V. Выделяются три полога (см. таблицу). Первый сложен разновозрастным кедром. По форме крон и типу коры преобладают деревья с ширококояйцевидной кроной (46%) и еловидной корой (52%). Среди кедров 16% суховершинных и 26% двувершинных. Второй полог состоит из ели и березы, диаметры стволов у которых в основном 8—10 см. Под пологом леса имеется обильный подрост ели, кедра и березы, его общий состав 5Б4К1Е. Преобладающая высота ели 1.0—1.5 м, березы — 2—3 м. Сухостой у ели составляет 33%, у березы — 48%. Высота молодого кедра колеблется от 0.1 до 4.5 м, возраст — от 2 до 52 лет, суховершинного, пораженного снежным шютте кедра — до 10%. Средний годичный прирост в высоту у здорового кедра равен 5.5 (11) см. У сильно угнетенного подроста прирост резко снижается и составляет 1—3.5 см в год.

Кустарниковый ярус хорошо выражен, состоит из *Duschekia fruticosa* (3 гр.), *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* (2), *Salix caprea* (1), его высота 0.6—1.0 (3—4) м. Травяно-кустарничковый ярус неоднороден по составу, проективное покрытие его 70—90%. Средняя высота основной массы травостоя 30—40 см. Поверхность почвы кочковатая, кочки растительного происхождения высотой до 50 и шириной до 40 см, занимают 20% поверхности площади. Они покрыты *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*. В сырых понижениях господствует *Carex caespitosa*, *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Galium palustre*. В сплошном мо-

ховом покрове доминирует *Sphagnum warnstorffii* (70—80%), значительную примесь образуют *Polytrichum commune* и *P. alpestre*. Валежник и приствольные бугры заняты *Dicranum congestum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, в сырых микрозападинах встречаются *Mnium punctatum*, *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus exannulatus*, из лишайников отмечены *Cladonia gracilis*, *C. deformis*, *Parmelia* sp. На болоте Вадчарты гнездится серый журавль. В Коми АССР ареал этого редкого вида еще совершенно не изучен, охота на него полностью запрещена.

Волнисто-увалистые предгорья Приполярного Урала (кряж Чернышева)

3. Крайнесеверная тайга. Самый северный форпост кедра сибирского расположен в бассейне нижнего течения р. Усы, по долинам ее левых притоков — рек Заостренной, Понъю и Вожаёль (66°22′с. ш. и 58°50′ в. д.). Это островное местонахождение удалено от границы основного ареала на 150 км к северу. Леса с примесью кедра занимают около 100 км², с севера и юга они окружены массивами болот и участками равнинных тундр. Особенно широко распространен кедр по склонам гряды Чернышева в бассейне р. Понъю, где он растет в двух типах местообитаний: по дренированным приречным склонам в составе зеленомошных ельников и на плоских заболоченных междуречьях в низкобонитетных березово-еловых редколесьях. На бровках склонов южных экспозиций встречаются небольшие участки (до 0.5 га), занятые группами кедров. В березово-еловых зеленомошниках с полнотой 0.5 примесь кедра небольшая (до 10%), в кедрово-еловых древостоях с полнотой 0.7—1.0 доля его достигает 30% по числу стволов и 50—70% по запасу. Подробная характеристика условий произрастания, состава и структуры кедровых древостоев и процесс их возобновления даны в ранее опубликованных работах (Непомилуева, 1967, 1970).

В связи с открытием запасов газа и нефти в бассейне р. Усы этот район интенсивно осваивается. Строится г. Усинск, проведены автодороги и линии электропередач, поэтому в Усинском р-не Коми АССР особое внимание нужно обратить на охрану природы в целом и на сохранение уникального островного местонахождения кедра, которое еще в начале века пытался найти Р. Р. Поле (1906). Северные леса с кедром представляют исключительный интерес для лесного хозяйства, так как кедр растет и возобновляется здесь на климатическом пределе своего существования. Неоценимо значение крайних северных островков для изучения истории расселения хвойных пород, становления северной границы таежной зоны, динамики ее во времени. Леса с кедром в долинах рек Заостренной и Понъю — стации обитания бурого медведя, глухаря, тетерева, рябчика. На озерах среди болот гнездится лебедь-кликун, очень малочисленный вид в Коми АССР, отстрел которого запрещен на всей территории СССР.

4. Северная тайга. Урочище «Богатырь-щелья» находится в долине р. Бол. Сыни (левый приток р. Усы), в 31 км выше ж.-д. станции Сыня. Это живописный каньон, берега которого сложены доломитами силурийского возраста. Они поднимаются над рекой на 30 м. Крутые склоны южных экспозиций покрыты тонким слоем рыхлого мелкозема со щебнем коренных пород. Склоны ущелья в верхней части облесены ельником травянисто-лишайниково-зеленомошным, в средней и нижней частях они слабо задернованы и представляют собой скальные выходы коренных пород. Скалы круто обрываются у самой воды или переходят в узкую полоску поймы, занятую разнотравным лугом. Этот участок долины имеет причудливые формы выветривания береговых скал, сложенных древними палеозойскими породами; он взят под охрану как уникальный геолого-геоморфологический памятник природы. Но «Богатырь-щелья» представляет не меньший интерес и для ботаников. Богатый флористический со-

став лесных, луговых и скальных сообществ, наличие эндемичных, реликтовых, редких видов, видов, произрастающих на границе своих ареалов, красивоцветущих растений определяют исключительную научную, эстетическую и практическую ценность этого участка.

В верхней облесенной части склона встречаются неморально-бореальные виды, редкие в северной тайге. Из кустарников это *Daphne mezereum*, *Cotoneaster melanocarpa*, из трав — *Melica nutans*, *Paris quadrifolia*. Хвойная порода *Pinus sibirica* и лесной папоротник *Athyrium crenatum* находятся здесь на северной границе своего ареала. *Actaea erythrocarpa* и *Cortusa matthioli* найдены в долине р. Бол. Сыни впервые. Характер их распространения требует дальнейшего изучения.

В средней части склона среди разнотравья встречаются редкие орхидеи *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Epipactis rubiginosa*. На скалистых обнажениях, хорошо обогреваемых солнцем, разрастается *Thymus serpyllum*, реже попадаются дернинки *Minuartia verna*. В сырых трещинах скал растет редкий тенелюбивый скальный папоротник *Cryptogramma stelleri*. На склонах северных экспозиций встречаются арктоальпийские (*Salix reticulata*) и арктогольцовые (*Dryas punctata*) виды; распространение последнего на Урале слабо изучено. На узкой полосе поймы у подножья скал среди кустарников и разнотравья нередко разрастаются *Anemone biarmiensis* — уральский эндемик — и красивоцветущий с крупным краснорозовым венчиком *Paeonia anomala*, который может быть использован не только как декоративное, но и как ценное лекарственное растение. Здесь же растет и *Poa nemoralis* — бореальный вид. Он очень требователен к плодородию почвы, и поэтому его северные реликтовые популяции приурочены к районам выходов известняков (Цвелев, 1974).

Горно-таежный пояс Приполярного Урала

Горные еловые и лиственничные леса имеют большое значение: они выполняют почвозащитную, водоохранную, санитарно-оздоровительную роль. Леса Приполярного Урала еще очень слабо изучены, поэтому они важны как объект научных исследований, ценны с эстетической точки зрения, являются стациями обитания горно-таежной фауны. Во флоре горных лесов имеется значительное количество пищевых, кормовых, лекарственных и декоративных растений. Сохранение, восстановление и рациональное использование этих лесов — важнейшие народнохозяйственная и природоохранная задачи.

5. Лиственничник разнотравно-вейниковый горный (Laricetum mixto-herboso-calamagrostosum montana) — редкий тип леса на верхней границе древесной растительности. Занимает нижнюю часть северо-западного склона горы (595 м) по левому берегу р. Парнокаю, в 14 км от устья (см. рисунок). Почва горно-лесная дерновая на кристаллических основных породах. Площадь лиственничника 120 га, состав древостоя — 7Л3Е+Ол.[3] Деревья растут группами, сомкнутость крон неравномерная — 0.3 (0.5). Лиственница разновозрастная, высота ее 10—12 м, диаметр 18—35 (44) см. Высота ели 14 (16) м, диаметр 20—28 см. Подрост ели и лиственницы групповой, высотой 2—3.5 м, в хорошем состоянии. Кустарниковый ярус средне развит, делится на два подъяруса. Верхний, высотой 4—6 м, состоит из *Duschekia fruticosa* и *Sorbus aucuparia* (2—3 гр.), нижний, высотой 0.7—1.3 м, сложен *Ribes hispidulum* (3) с примесью *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* и *Betula nana* (2). Кустарники отличаются хорошей жизненностью и обильным плодоношением. На осветленных полянах между группами лиственниц развивается высокий, густой и богатый по видовому составу травянистый ярус. По высоте он делится на три подъяруса: I — 1 м, II — 0.4—0.6 м, III — 0.1 м. Общее проективное покрытие почвы 90%. В верхнем подъярусе господствует *Calamagrostis purpurea* var. *gracilis* (5) с примесью *Milium effusum*

[3] Ол — ольха.

и представители крупнотравья (*Delphinium elatum*, *Chamaenerium angustifolium*, *Solidago virgaurea*, *Polemonium acutiflorum*). Во втором подъярусе доминируют *Polygonum bistorta* и *Lerchenfeldia flexuosa* с примесью разнотравья и злаков *Anthoxanthum odoratum* и *Trisetum sibiricum*. Третий подъярус сложен *Rubus arcticus* (3), *Achillea millefolium*, *Luzula wahlenbergii*, все они в вегетативном состоянии. Моховой покров развит только под кронами елей. Зеленые мхи *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Ptilium crista-castrensis* занимают 15—20% всей поверхности почвы.

6. Ельник крупнотравный горный (Piceetum magnoherbosum montana) с южнотаежными элементами — редкий тип леса на Приполярном Урале. Расположен на правом берегу р. Парнокаю, в 15 км от устья и в 1.5—2 км к северо-востоку от реки на пологом юго-восточном склоне водораздельного плато (400—500 м). Почва представляет собой темно-бурый, почти черного цвета влажный, рыхлый, хорошо гумусированный суглинок без выраженных горизонтов. Мощность почвы до 60 см; подстилается она крупными обломками горной породы. Древесный ярус состоит из ели сибирской, неравномерно распределенной, сомкнутость крон в среднем 0.4, в группах — до 0.6. Средняя высота ели 16—18 м, максимальная 20 м, диаметр соответственно 16—18 и 32—36 см. Подрост редкий, групповой (2 гр.), высотой от 0.4—1 до 2—3 м, хорошей жизненности. На нижних ветвях елей много эпифитных лишайников из рода *Bryopogon*, на стволах — из рода *Parmelia*. Кустарниковый ярус неравномерный, средняя сомкнутость его 0.2—0.3, на полянах до 0.4. Встречаются *Lonicera pallasii*, *Spiraea media*, *Ribes hispidulum*, *Juniperus sibirica*, *Sorbus aucuparia* (высота их 0.7—1.2 м) и единичные экземпляры *Salix jenisseensis* высотой до 4 м. Кустарники перевиты лианой *Atragene sibirica*.

Для горных темнохвойных лесов типично сочетание характерных таежных видов с луговыми растениями (Толмачев, 1954). В редкостойных ельниках фитоценотическая роль доминантной синузии резко снижена. Средообразующая роль ели в изреженных ельниках проявляется более всего вблизи кроны и под нею. Здесь мхи и травянистые растения расположены в виде колец, экологически непосредственно связанных с елью. Это типичные таежные виды *Oxalis acetosella*, *Adoxa moschatellina*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Ramischia secunda*.

На полянах между группами елей развиваются представители высокотравья. В редкостойных осветленных ельниках резко возрастает флористическое богатство за счет внедрения луговых растений. Оно образует богатый по видовому составу, густой и сложный по структуре травянистый ярус. Проективное покрытие почвы травянистыми растениями — 90—100%. В первом подъярусе высотой до 1.6 м согосподствуют *Aconitum excelsum*, *Anthriscus silvestris*, *Crepis sibirica*, *Paeonia anomala*, *Thalictrum minus*. В составе второго подъяруса высотой 0.6 м преобладают *Trollius europaea*, *Valeriana wolgensis*, *Stellaria bungeana*. Третий подъярус слабо выражен, сложен из *Rubus arcticus*, *R. saxatilis*, *Equisetum variegatum*, *Alchemilla murbeckiana*. На площади в 100 м² встречено от 38 до 44 различных по экологии луговых и таежных видов. Несмотря на пышное развитие травостоя, моховой покров толщиной в 4—5 см занимает до половины поверхности почвы (в основном под кронами елей). Среди мхов преобладает *Pleurozium schreberi* (4) с примесью *Hylocomium splendens*, *H. pyrenaicum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Brachythecium populeum*.

7. Комплекс горно-тундровых и скальных растений. Расположен в северо-западной части хребта Западные Саледы, в троговой долине ручья Нижний Саледы-Шор (правый приток р. Дурной), на восточном каменистом, местами задернованном склоне. Здесь растет очень редкий для Урала скальный папоротник *Polystichum lonchitis*; Ю. П. Юдин (1954) считал его третичным реликтом. В травянистых ложбинах стока встречаются горно-лесные папоротники *Athyrium alpestre* и неморально-бореальный вид *Dryopteris austriaca*. Для обоих

видов это крайнее северо-восточное местонахождение на европейском Севере, известное в настоящее время.

В средней части склона найдены *Cypripedium calceolus*, *Epipactis rubiginosa*, в расщелинах скал — *Saxifraga cernua*, на открытых местах — *S. caespitosa*. У подножья склона в травянисто-сфагновых березняках изредка встречаются *Listera cordata* и *Coeloglossum viride*. На плоских горных плато на высоте 1000 м над ур. моря развиваются кустарничково-каменистые тундры с комплексом интересных аркто-альпийских видов, это — *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia lapponica*, *Phyllodoce coerulea*, *Harrimanella hypnoides*, *Salix nummularia*, *S. reticulata*, *Sibbaldia procumbens*, последняя растет около снежника.

А. Н. Лащенкова, принимавшая участие в исследовании, предлагает также выделить как памятники природы наиболее интересные во флористическом отношении участки горных тундр, луговин и зарослей кустарников.

8. Горно-лесной пояс. Заросли реликта плейстоценовой флоры *Dasiphora fruticosa* (Игошина, 1966) расположены на правом берегу р. Лемвы в 6 км ниже устья р. Парнокаю.

9. Горно-лесотундровый пояс. На правобережье р. Бол. Хаймы (исток р. Хаймы), в 8 км от истока, на выходах скал-останцев. Здесь обитают редкие скальные папоротники; арктоальпийский вид *Dryopteris fragrans* и очень редкий вид *Polypodium vulgare*, впервые собранный на Приполярном Урале.

10. Горно-тундровый пояс с фрагментами горных лугов в районе р. Балбанъю — притоке р. Кожим. Характеризуется зарослями эндемичного вида *Anemone biarmiensis*, у которого здесь проходит северная граница распространения.

11. Пологая горная терраса в истоках р. Бол. Хаймы, против горы Хайма. Занята сообществом арктических и аркто-высокогорных видов: *Huperzia selago*, *Artemisia norvegica*, *Silene acaulis*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*, *Carex tripartita*.

ЛИТЕРАТУРА

Игошина К. Н. (1966). Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Непомилуева Н. И. (1967). Островные местонахождения кедра в Коми АССР. Изв. Коми филиала ВГО, II, 4. — Непомилуева Н. И. (1970). Кедр сибирский на северной границе ареала в Коми АССР. Бот. ж., 55, 7. — Непомилуева Н. И. (1974). Кедр сибирский на северо-востоке европейской части СССР. — Поле Р. Р. (1906). О лесах Северной России. Тр. Опытн. леснич., 4. СПб. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Цвелев Н. Н. (1974). *Gramineae*. В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР, 1. Л. — Юдин Ю. П. (1954). Некоторые реликтовые виды растений в Коми АССР. Изв. Коми филиала ВГО, II, 2.

Институт биологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 7 XII 1976.

УДК 581.9 (571.5)

Е. П. Прокопьев

ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ПОЙМЫ ИРТЫША

E. P. PROKOPIEV. GEOBOTANICAL DIVISION INTO DISTRICTS OF IRTYSH FLOOD LANDS

Обосновано геоботаническое районирование речных пойм по характеру растительности с учетом физико-географических условий ее формирования. За геоботанический район принимается отрезок продольного профиля реки, характеризующийся однородным климатом, определенным геоморфологическим типом поймы и своеобразным растительным покровом. По данным признакам пойма Иртыша расчленена на 5 геоботанических районов. Приведена краткая характеристика растительности выделенных районов.

Целью геоботанического районирования является, как известно, расчленение изучаемой территории на отдельные регионы, каждый из которых характеризуется своеобразным растительным покровом. Теории геоботанического районирования посвящена обширная литература, свидетельствующая о наличии различных подходов в решении данного вопроса. Для геоботанического районирования речных пойм наиболее приемлем, на наш взгляд, подход, развиваемый В. Б. Сочавой (1952, 1966 и др.). Особое значение для нашего исследования имеют следующие его установки: 1) неразрывная связь геоботанического районирования с комплексным природным разделением территории, 2) необходимость выделения геоботанических регионов на основе тщательного изучения структуры растительного покрова и всех видов его связей с географической средой, 3) необходимость учета истории развития геоботанических регионов.

Вопросы геоботанического и комплексного природного районирования речных пойм в настоящее время еще далеки от удовлетворительного решения, хотя имеется немало работ, в которых предпринимаются попытки расчленения речных пойм на регионы на основе изучения географического распределения растительности или биоценозов в целом (Бронзов, 1929; Бронзова, 1929; Крюгер, 1952; Крылов, 1963; Львов, 1963; Афанасьев, 1965; Нечаев, 1965; Миркин, 1969; Максимов, 1972; Липатова, 1974, и др.).

Ландшафт поймы отличается значительной динамичностью и пестротой растительного покрова. Разобраться в нем — понять закономерности формирования и сочетаемости в пространстве растительных сообществ — можно лишь на основе изучения происхождения и развития конкретных участков поймы. Большую помощь в решении этих вопросов оказывает установление типа изучаемой поймы, по Р. А. Еленевскому (1936), под которым он понимал определенную ландшафтно-типологическую структуру, сложившуюся в результате развития речной долины. В работах геологов-четвертичников (Ламакин, 1948, 1950; Шанцер, 1951, и др.) и гидрологов (Кондратьев, 1959; Попов, 1969, и др.) были выявлены основные закономерности развития речных долин, установлена связь русловых процессов со строением аллювиальных толщ и вскрыт механизм генезиса различных типов пойм, по Еленевскому.

Установлено, что тип поймы является результатом эрозионно-аккумулятивной деятельности речного потока и фиксирует определенную динамическую фазу развития речной долины. Но деятельность речного потока развивается на определенном климатическом и геолого-геоморфологическом фоне речного бассейна, поэтому тип поймы отражает также и влияние данных факторов. Таким образом, выявление принадлежности изучаемой территории поймы к тому или иному типу поймы позволяет выяснить происхождение, развитие и физико-географическую обусловленность данного участка поймы.

Поскольку факторы поймообразования (геологическая деятельность речного потока, климат и геолого-геоморфологические условия) не остаются неизменными на протяжении течения крупных рек, постольку отдельные типы поймы охватывают обычно более или менее крупные отрезки

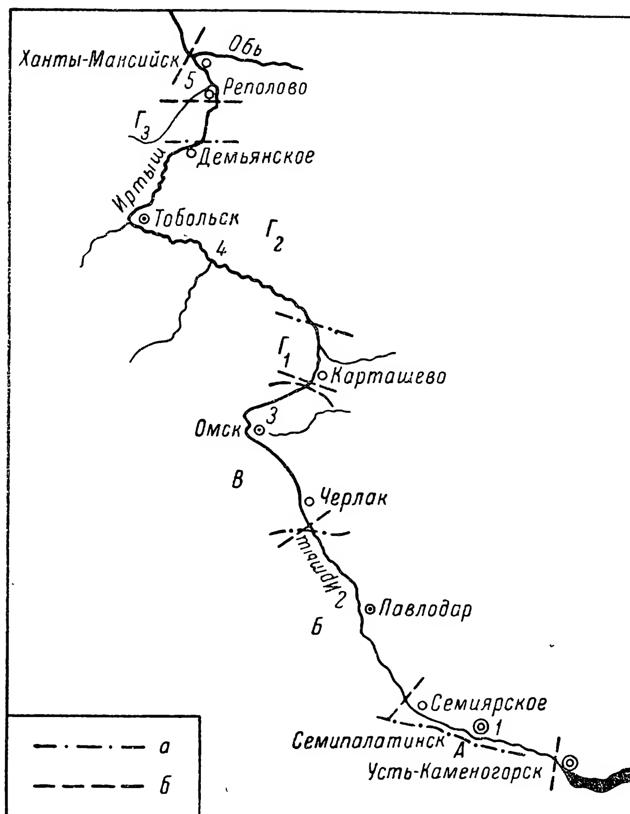


Схема районирования поймы Иртыша.

Границы: *а* — природных зон, *б* — геоботанических районов. Природные зоны: *А* — пустынно-степная; *Б* — степная; *В* — лесостепная; *Г* — лесная — $Г_1$ — подзона лиственных лесов, $Г_2$ — подзона южной тайги, $Г_3$ — подзона средней тайги. Геоботанические районы поймы Иртыша: *1* — Семипалатинский предгорно-степной, *2* — Павлодарский степной, *3* — Омский лесостепной, *4* — Тобольский лесной, *5* — Ханты-Мансийский лесной.

продольного профиля реки. Каждый из них характеризуется особой геоморфологией и особым набором экотопов, обусловливающим типологический состав, пространственное сочетание и соотношение площадей растительных сообществ. Именно поэтому отрезок поймы по продольному профилю реки, относящийся к одному типу поймы и расположенный в пределах географического района, сравнительно однородного по климату и геолого-геоморфологическим условиям, можно рассматривать в качестве геоботанического региона низшего ранга — геоботанического района (Нечаев, 1965; Миркин, 1969; Липатова, 1974, и др.).

Таким образом, при геоботаническом районировании речных пойм на основе указанных выше установок В. Б. Сочавы (1952, 1966) необходимо учитывать следующие критерии: 1) однородность климата и структурно-тектонического плана поймообразующих территорий; 2) принадлежность участков поймы к определенному типу поймы; 3) своеобразие растительного покрова по типологическому составу, пространственному размещению и соотношению площадей растительных сообществ.

Опираясь на данные критерии, пойму Иртыша можно расчленить на 5 геоботанических районов: Семипалатинский предгорно-степной, Павлодарский степной, Омский лесостепной, Тобольский лесной, Ханты-Мансийский лесной (см. рисунок). Данные по их эколого-географической обусловленности представлены в таблице.

Приведем краткую характеристику растительности выделенных районов.

1. Семипалатинский предгорно-степной район ступенчато-островной поймы. Пойма представлена двумя высотно-возрастными ступенями: современной поймой —

пониженной, заливаемой, гривисто-ложбинной — и древней поймой — повышенной, в настоящее время практически незаливаемой, слабоволнистой. Благодаря расчленению русла на многочисленные рукава формируется пояс русловых островов, занимающий значительную часть поперечника современной поймы. В рельефе четко обособлены прирусловая зона поймы, представленная в основном поясом русловых островов, и центральная зона с двумя высотными ступенями. Притеррасная зона развита слабо.

В прирусловой пойме преобладают тополевые (*Populus nigra*, *P. alba*),[1] ивовые (*Salix alba*, *S. rossica*) и ивово-тополевые леса, сочетающиеся со вторичными ползучепырейными (*Agropyron repens*), безостокостровыми (*Bromus inermis*), наземновейниковыми (*Calamagrostis epigeios*), узколистномятликовыми (*Poa angustifolia*) настоящими и остепненными лугами и с зарослями кустарников (*Lonicera tatarica*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa acicularis*, *R. cinnamomea*, *R. laxa*). На высоких гривах отмечены контуры типчаково-ковыльных (*Festuca pseudovina*, *Stipa joannis*) и волоснецовых (*Elymus arenarius*) степей.

Для ступени современной центральной поймы характерно сочетание разнотравно-узколистномятликово-безостокостровых остепненных лугов с разнотравно-типчаково-ковыльными (*Stipa joannis*, *S. capillata*, *Festuca pseudovina*, *F. vallesiaca*) луговыми степями и разнотравно-корневищно-злаковыми (*Alopecurus pratensis*, *Agropyron repens*, *Bromus inermis*) настоящими лугами. В глубоких ложбинах отмечаются фрагменты осоковых (*Carex vulpina*, *C. riparia*, *C. orthostachys*) болотистых лугов и травяных минеральных болот.

Слабоволнистые равнины древней поймы покрыты полынными и полынно-типчаково-волоснецовыми (*Artemisia nitrosa*, *A. schrenkiana*, *A. frigida*, *Festuca vallesiaca*, *Elymus junceus*) солонцевато-солончаковатыми степными ценозами, сочетающимися по слабым депрессиям с зарослями степных кустарников (*Spiraea hypericifolia*, *Halimodendron halodendron*). В притеррасной части древней поймы среди названных сообществ отмечены контуры полынно-типчаково-бескильницевых (*Puccinellia tenuissima*, *P. hauptiana*) и полынно-типчаково-чиевых (*Stipa splendens*) солончаковатых лугов, а по глубоким обводненным депрессиям — фрагменты солончаковатых гидрофитных ценозов с участием *Scirpus tabernemontani*, *S. maritimus*, *Typha angustifolia*. Значительные площади древней поймы распаханы.

В целом Семипалатинский предгорно-степной район характеризуется значительным остепнением высоких уровней поймы, сравнительно слабой залесенностью прирусловья и умеренным засолением древней поймы. В растительном покрове преобладают луга (в основном остепненные) и луговые степи, которые занимают около 80% площади поймы. На долю лесов приходится не более 10%, а на долю болотистых лугов и травяных болот — 5% площади. Распаханность поймы составляет не менее 5%.

2. Павлодарский степной район пониженной сегментно-гривистой поймы. Пойменная терраса расчленена, особенно в северной половине, протоками Иртыша на крупные массивы. Отчетливо выделяются неширокая, резкогривисто-ложбинная прирусловая зона поймы и обширная пологогривисто-ложбинная центральная зона. Притеррасная зона развита слабо и в рельефе выражена обычно нечетко.

На средних и высоких уровнях прирусловой поймы произрастают те же леса, луга и заросли кустарников, что и в прирусловье Семипалатинского района. В глубоких межгривных ложбинах повсеместно отмечаются канареечниковые (*Digraphis arundinacea*) и изящноосоковые (*Carex gracilis*) сырые луга.

---

[1] Названия растений даны по «Флоре Западной Сибири» (1927—1964).

Обусловленность геоботанических районов поймы Иртыша геолого-геоморфологическими, климатическими и гидрологическими факторами

Геоботанические районы			Семипалатинский предгорно-степной	Павлодарский степной	Омский лесостепной	Тобольский лесной	Ханты-Мансийский лесной
Протяженность по продольному профилю, км			500	500	475	1540	110
Факторы формирования поймы	Геоморфологические		Предгорья Сев.-Западного Алтая	Южная половина Западно-Сибирской равнины			
	Структурно-тектонические		Сев.-Западные окраины герцинских зон Зайсанской складчатости	Западный борт	Иртышской синеклизы	Вагайская гемиантиклиналь и окраины Иртышской и Ханты-Мансийской синеклиз	Ханты-Мансийская синеклиза
	Климатические	Среднегодовая температура, °C	3.2	1.9	0.6	—0.4	—1.4
		Сумма активных температур, °C	2720	2486	2004	1800	1331
		Безморозный период, дни	139	130	129	118	122
		Сумма осадков в год, мм	364	352	374	529	569
	Гидрологические	Высота половодий над условной меженью, см	428	300—400	378	620	660
		Продолжительность половодий, месяцы	1.5—2.0	2.0—2.5	2.0 —2.5	2.5—3.0	2.5—3.5
		Гранулометрический состав отложений: Донных	Гравий, песок	Песок	Песок	Песок	Песок
		Гранулометрический состав отложений: Взвешенных	Песок, пыль	Пыль	Пыль, ил	Мелкая пыль, ил	Ил
		Преобладающие типы русловых процессов	Осередковый тип, ограниченное меандрирование	Свободное и незавершенное меандрирование	Побочневый тип, ограниченное меандрирование	Свободное, ограниченное и незавершенное меандрирование	Пойменная многорукавность, свободное и незавершенное меандрирование
Генетический тип поймы			Ступенчато-островная	Пониженная сегментно-гривистая	Параллельно-гривистая	Возвышенная сегментно-гривистая	Долгопоемная проточно-островная
Ширина поймы, км			0—5	5—15	0.5—5	1.5—15	10—22
Высота поймы, м			**4—6**	**3—4**	**4—6 (7)**	**8—10**	**7—8**

Основные площади центральной поймы покрыты полидоминантными разнотравно-корневищнозлаковыми (*Agropyron repens*, *Poa pratensis*, *Agrostis alba* var. *genuina*, *Alopecurus pratensis*) настоящими и корневищнозлаково-осоковыми (*Agropyron repens*, *Poa palustris*, *Digraphis arundinacea*, *Carex disticha*, *C. vulpina*, *C. melanostachya*) сырыми лугами средних уровней. Глубокие ложбины и западины заняты простыми по составу гидрофитными сообществами с участием в травостое *Carex gracilis*, *C. vesicaria*, *C. orthostachys*, *Scirpus lacustris*, *Acorus calamus*, *Sparganium ramosum*, *Phragmites communis*. На высоких гривах отмечаются полынно-корневищнозлаковые (*Artemisia pontica*, *Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Poa angustifolia*) солонцеватые остепненные луга, а также фрагменты типчаковых (*Festuca pseudovina*) степных ценозов и березовых (*Betula verrucosa*) лесов.

В притеррасной пойме отмечены те же растительные сообщества, что и в центральной пойме, и, кроме того, здесь встречаются солонцеватые и солончаковатые луга с участием *Agropyron repens*, *Puccinellia tenuissima*, *P. hauptiana*, *Juncus gerardi*, *Limonium gmelini* и некоторых других галофитов.

В целом Павлодарская пойма очень слабо остепнена, сравнительно слабо заболочена и слабо засолена, что обусловлено особенностями ее морфологии: незначительной высотой и сильной расчлененностью протоками Иртыша. В растительном покрове поймы господствуют луга, занимающие около 85% ее площади; на долю травяных болот и лесов приходится соответственно около 10 и 3%, а на долю степных сообществ — менее 1%. Незначительные площади заняты пашнями.

3. Омский лесостепной район параллельно-гривистой поймы. Пойма характеризуется гривисто-ложбинной поверхностью с ориентировкой элементов рельефа (грив и ложбин) параллельно спрямленному руслу Иртыша. Она отчетливо расчленяется на эколого-генетические зоны: высокую резкогривисто-ложбинную прирусловую, средневысокую пологогривисто-ложбинную центральную и пониженную равнинно-западинную притеррасную. Эти зоны образуют ступень заливаемой аллювиально деятельной современной поймы.

В растительном покрове прирусловой поймы распространены луга, аналогичные прирусловым лугам предыдущего района, которые сочетаются с ивняками (*Salix alba*, *S. rossica*, *S. triandra*) разных возрастных фаз. Черный тополь в составе прирусловых лесов отмечен крайне редко, а белый тополь не встречается совсем. В составе изредка встречающихся сообществ прирусловых кустарников отмечены лишь *Rosa acicularis*, *R. cinnamomea*. На самых высоких прирусловых валах формируются полынно-типчаковые (*Festuca pseudovina*, *Artemisia commutata*) и сильно стравленные полынные (*A. frigida*) степи.

Основные площади центральной поймы покрыты разнотравно-корневищнозлаковыми (*Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Poa angustifolia*), местами солонцеватыми, остепненными и настоящими гривными лугами, которые в местах интенсивного выпаса скота замещаются мелкотравными луговыми ценозами с участием *Trifolium repens*, *Potentilla anserina*, *Plantago major* и других пастбищных видов. В неглубоких ложбинах формируются двурядноосоково-лисохвостово-пырейные (*Agropyron repens*, *Alopecurus ventricosus*, *Carex disticha*) и мелкотравные (*Juncus gerardi*, *Plantago cornuti*, *Triglochin maritimum*) солончаковатые луга, а в более глубоких депрессиях — фрагменты осоковых гидрофитных ценозов с доминированием *Carex gracilis*, *C. orthostachys*.

В притеррасной пойме на минеральных солончаковых болотных почвах распространены простые по составу камышевые (*Scirpus lacustris*), осоковые (*Carex vesicaria*), осоково-тростянковые (*Carex vesicaria*, *Scolochloa festucacea*), аировые (*Acorus calamus*) гидрофитные сообщества. Они сочетаются с контурами солончаковатых лугов того же состава, что и в центральной пойме.

Древняя пойма в основном занята контурами полевицево-ячменевых (*Agrostis alba* var. *prorepens, Hordeum brevisubulatum*) сырых и полынно-бескильницевых (*Artemisia nitrosa, Puccinellia hauptiana, P. tenuissima*) остепненных галофитных лугов, а также полынно-типчаковых (*Artemisia nitrosa, Festuca pseudovina, F. vallesiaca*) степных сообществ. И лишь на участках с незасоленными почвами отмечены небольшие массивы березовых (*Betula verrucosa*) лесов.

Таким образом, Омский район поймы характеризуется незначительным остепнением, слабой облесенностью, сравнительно высокой заболоченностью и исключительно сильной галофиллизацией растительного покрова. Примерно на 25% площади лесостепная пойма заболочена, около 3% занято лесами и кустарниками, 9% распахано и остальные 66% площади приходятся на долю лугов и отчасти степных сообществ. При этом только около 65% лугов располагается на обычных и карбонатных почвах, а остальные 35% связаны с засоленными и солонцеватыми почвами.

4. Тобольский лесной район возвышенной сегментно-гривистой поймы. Для его рельефа характерно сочетание по всему поперечнику поймы разновозрастных и разновысотных сегментов, ориентированных в различных направлениях и отражающих разные периоды блуждания Иртыша по долине. Поверхность поймы четко гривисто-ложбинная с преимущественным веерообразным расположением грив и ложбин в пределах каждого сегмента. Кроме того, она осложнена крупными старореченьями и мелкими песчаными косами, эрозионными котлами, рытвинами.

В геоморфологическом плане пойма по всему поперечнику однотипна. Однако ухудшение условий дренажа по мере удаления от русла Иртыша обусловливает довольно четкое разделение ее на прирусловую, центральную и притеррасную экологические зоны.

В прирусловой пойме господствуют ивовые (*Salix alba, S. rossica, S. triandra*) леса разных возрастных фаз. Севернее Тобольска в составе прирусловых лесов появляется *Populus nigra*; местами к ивам и тополю примешивается *Alnus incana*. Изредка отмечаются заросли кустарников: *Thelykrania alba*, *Ribes nigrum*, *Rosa cinnamomea*, *R. acicularis*. Леса и заросли кустарников сочетаются с гривными наземновейниковыми, ползучепырейными и ползучепырейно-канареечниковыми настоящими и межгривными изящноосоковыми и канареечниковыми сырыми лугами.

В центральной пойме преобладают луга: разнотравно-злаковые (*Agropyron repens*, *Agrostis alba* var. *genuina*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*) — на гривах, изящноосоковые и канареечниковые — в межгривных ложбинах. Луга на гривах сочетаются с участками березовых (*Betula verrucosa*) и осиновых (*Populus tremula*) лесов и с зарослями кустарников (*Salix cinerea*, *Rosa cinnamomea*, *Salix sibirica*), а по днищам глубоких ложбин они уступают место крупнозлаковым (*Glyceria aquatica*, *Scolochloa festucacea*) и осоковым (*Carex gracilis*, *C. vesicaria*) минеральным болотам.

Основные площади притеррасной поймы заняты сочетанием осоковых, ивово-осоковых и березово-ивово-осоковых (*Carex caespitosa*, *C. wiluica*, *Salix sibirica*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *Betula pubescens*) кочкарных низинных болот, приуроченных к обширным депрессиям. Изредка здесь встречаются участки сосново-кустарниково-сфагновых верховых и переходных болот с участием *Pinus sylvestris*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. girgenshonii*, *S. centrale*. На гривах по окраинам болотных массивов отмечены те же типы лесов, зарослей кустарников и лугов, что и в центре поймы.

Таким образом, пойма Тобольского района в значительной степени залесена по всему поперечнику и сравнительно сильно заболочена, особенно в притеррасной зоне. Однако основные площади здесь также заняты лугами. На долю агрофитоценозов приходится около 10% площади поймы.

5. Ханты-Мансийский лесной район долгопоемной проточно-островной поймы. Пойменная терраса в значительной степени расчленена множеством крупных и мелких

проток Иртыша на отдельные обычно вогнутые к центру массивы — острова вытянутой формы. Поверхность поймы в целом слабоволнистая, осложненная сетью узких нередко извилистых ложбин. Подразделение ее на эколого-генетические зоны нечеткое и весьма своеобразное.

Приподнятые гривисто-ложбинные окраины массивов-островов являются аналогом прирусловой зоны по условиям поемно-аллювиального режима и почвам. Они покрыты такой же растительностью, что и прирусловье Тобольского района.

Обширные внутренние части пойменных островов являются аналогом центральной зоны. Основные площади их заняты монотонными изящноосоковыми и изящноосоково-канареечниковыми сырыми низкогривными лугами в сочетании с водноосоковыми (*Carex aquatilis*), топянохвощевыми (*Equisetum heleocharis*), ползучеполевицевыми (*Agrostis alba* var. *prorepens*), сусаковыми (*Butomus umbellatus*), ежеголовниковыми (*Sparganium ramosum*) и некоторыми другими гидрофитными сообществами «соровых» понижений. На более высоких гривах отмечены небольшие контуры полидоминантных корневищнозлаковых (*Agropyron repens, Calamagrostis langsdorffii, Digraphis arundinacea, Poa pratensis*) настоящих лугов, зарослей кустарников (*Salix sibirica, S. cinerea*) и фрагменты березовых (*Betula verrucosa*) лесов.

Условия, характерные для притеррасной зоны, образуются лишь на незначительных по площади участках, примыкающих непосредственно к надпойменным террасам и водоразделам. Здесь отмечены те же дернистоосоковые, ивово-дернистоосоковые и березово-ивово-дернистоосоковые низинные болота, что и в притеррасной зоне Тобольского района. В тех случаях, когда протоки Иртыша проходят вблизи надпойменных террас и водоразделов, притеррасные образования не развиваются совсем.

В целом пойма Ханты-Мансийского района характеризуется господством луговой растительности, представленной в основном сырыми лугами; несмотря на сильную обводненность, пойма сравнительно слабо заболочена. Залесенность ее также незначительна, в основном леса отмечены в прирусловой зоне. Агрофитоценозы здесь занимают очень малую площадь.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев Д. Я. (1965). Пойменные луга Днепра. Автореф. докт. дисс. Киев. — Бронзов А. Я. (1929). Зональные явления в пойме р. Иртыша. Изв. Гос. луг. инст., 4—6. — Бронзова Г. Я. (1929). По обским лугам. Изв. Гос. луг. инст., 4—6. — Еленевский Р. А. (1936). Вопросы изучения и освоения речных пойм. — Кондратьев Н. Е. (1959). Русловой процесс. — Крылов Г. В. (1963). Леса поймы реки Оби и вопросы лесного хозяйства. Тр. Томск. гос. унив., 152. Крюгер В. А. (1952). О зональном распределении растительности поймы р. Камы. Бот. ж., 37, 3. — Ламакин В. В. (1948). Динамические фазы речных долин и аллювиальных отложений. Землеведение, 2, 42. — Ламакин В. В. (1950). О динамической классификации речных отложений. Землеведение, 3, 43. — Липатова В. В. (1974). Зональные и провинциальные особенности растительности пойм Восточноевропейской равнины. IV Всес. совещ. по классиф. растительности. — Львов Ю. А. (1963). К характеристике растительности поймы р. Оби. Тр. Томск. гос. унив., 152. — Максимов А. А. (1972). Географическое районирование речных долин. В кн.: Географические проблемы Сибири. Новосибирск. — Миркин Б. М. (1969). Принципы геоботанического районирования речных пойм (на примере рек Башкирской АССР). Пробл. ботаники, XI. — Нечаев А. П. (1965). Принципы геоботанического районирования пойм горных рек Приамурья. В кн.: Вопросы географии Приамурья. Хабаровск. — Попов И. В. (1969). Деформация речных русел и гидротехническое строительство. — Сочава В. Б. (1952). Основные положения геоботанического районирования. Бот. ж., 37, 3. — Сочава В. Б. (1966). Районирование и картография растительности. В кн.: Геоботаническое картографирование. М.—Л. — Шанцер Е. В. (1951). Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения аллювиальных свит. Тр. Инст. геол. наук АН СССР, 135, 55.

Томский государственный университет,
Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики,
Томск.

Получено 1 II 1977.

УДК 582 : 582.772.2

Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ КРЫМСКИХ ВИДАХ РОДА *ALLIUM* L. (*LILIACEAE*)

L. I. VAKHTINA, G. L. KUDRYASHOVA. CYTOTAXONOMIC NOTES ON SOME CRIMEA SPECIES OF GENUS *ALLIUM* L. (*LILIACEAE*)

Проведено цитотаксономическое исследование пяти видов *Allium* из Крыма (*A. marschallianum* Vved., *A. atroviolaceum* Boiss., *A. sphaerocephalum* L., *A. rotundum* L., *A. decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f.). На основании гербарного и в особенности живого материала уточнена видовая принадлежность трех крымских луков — *A. marschallianum*, *A. atroviolaceum*, *A. decipiens*. У *A. rotundum* обнаружены диплоидные и тетраплоидные популяции, фенотипически между собой не различающиеся. Найдены отличия в кариотипах *A. atroviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. decipiens* по сравнению с данными предыдущих авторов (число спутничных хромосом). Эти отличия, однако, не выходят за пределы внутривидовой кариологической изменчивости луков. Кариотип *A. marschallianum* описан впервые.

Луки Крыма почти не исследованы в цитотаксономическом отношении. Во время экспедиционной поездки по Крыму в 1974 г. мы собрали пять видов лука: *Allium marschallianum* Vved., *A. atroviolaceum* Boiss., *A. sphaerocephalum* L., *A. rotundum* L. и *A. decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f., и исследовали их по методике, изложенной в нашей предыдущей статье (Вахтина, Кудряшова, 1977).

***A. marschallianum* Vved.** Эндемичный крымский вид из родства *A. saxatile* Bieb. был описан в 1935 г. (Введенский, 1935), но в последней сводке по Крыму Л. А. Привалова указывает лишь на возможность нахождения *A. marschallianum* там наряду с *A. saxatile* (Привалова, 1972). Знакомство с гербарием и наблюдение живых образцов этих видов в ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) привело нас к выводу, что эти виды отличаются друг от друга не только различной окраской листочков околоцветника и пыльников, как указывает А. И. Введенский, а также строением тычинок: у *A. saxatile* внутренние тычинки расширены и иногда с боковыми зубцами, а у *A. marschallianum* и внутренние, и наружные тычинки шиловидные от основания. Весь имеющийся в БИНе гербарный материал из Крыма под названием *A. saxatile* и *A. globosum* Bieb., очевидно, должен быть отнесен к *A. marschallianum* как отличающийся по всем вышеперечисленным признакам от кавказского и восточноевропейского материала по *A. saxatile* и *A. globosum*.

Все наши сборы мы определили как *A. marschallianum*.

Места сбора: 1. Крым, Ай-Петри, перевал по дороге на Бахчисарай, № 365, 19 VI 1974, Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова. 2. Крым, Планерское, Карадаг, над Сердоликовой бухтой, № 364, 23 VI 1974, они же. 3. Крым, Планерское, Карадаг, у «Чортова пальца», № 366, 23 VI 1974, они же. 4. Крым, Планерское, Карадаг, склоны гор под Карагачем, № 370, 29 VI 1974, они же.

2 n=16. Кариотип *A. marschallianum* состоит из сравнительно крупных хромосом — от 16.5 до 9.3 мкм. Хромосомы мета- и субметацентрические, за исключением спутничной. Спутничная VII по величине является акроцентриком с отношением плеч 3. 4. Спутник маленький, прикреплен к короткому плечу хромосомы (рис. 1).

***A. atroviolaceum* Boiss.** Этот вид, приводимый для флоры Крыма в многочисленных сводках иногда под названием *A. ampeloprasum* L., к которому он довольно близок, или *A. ampeloprasum* var. *atroviolaceum* (Шмальгаузен, 1897; Талиев, 1907; Сырейщиков, 1929; Вульф, 1930; Станков, Талиев, 1949; Привалова, Прокудин, 1959), с 1950 г. отождествлялся с *A. firmotunicatum* Fomin (Бордзиловский, 1950; Омельчук, 1962б; Привалова, 1972).



Рис. 1. Метафазная пластинка из меристемы корня лука *A. marschallianum*.

A. firmotunicatum — вид, описанный в 1909 г. по живым экземплярам, выращенным в Тифлисском ботаническом саду из луковиц, привезенных Шелковниковым из Мильской степи (Карабах). Характерные признаки этого вида, судя по первоописанию, следующие: цилиндрические листья, средний зубец внутренних тычинок, несущий пыльник, короче боковых зубцов (это единственный признак, отличающий *A. firmotunicatum* от *A. sphaerocephalum* L., к которому он должен быть близок). Типового образца *A. firmotunicatum* не существует, родственные ему виды не были указаны, и, вероятно, поэтому авторы флоры Кавказа (Гроссгейм, 1928, и др.) отнесли название *A. firmotunicatum* к другому виду — *A. atroviolaceum*, произрастающему в этом районе и в основном соответствующему первоописанию *A. firmotunicatum* (за исключением листьев), сделав соответствующие исправления в описании. Позднее Гроссгейм (1940) низвел *A. firmotunicatum* до ранга разновидности *A. atroviolaceum* — вида с плоскими листьями, а последующие авторы восстановили *A. firmotunicatum* в ранге вида и привели его для Крыма вместо *A. atroviolaceum* (Бордзиловский, 1950; Омельчук, 1962б; Привалова, 1972). В результате гербарный материал в БИНе под названием *A. firmotunicatum* так же, как и его описания у авторов обработок рода *Allium* (Гроссгейм, 1928, 1940; Бордзиловский, 1950; Омельчук, 1962б; Привалова, 1972), не соответствуют первоописанию этого вида. Исключением является «Флора СССР», где приведено по существу первоописание *A. firmotunicatum*, сопровождаемое примечанием: «Я не видел ни одного экземпляра этого вида» (Введенский, 1935).

Сравнение крымского материала с типом (in hortis et vineis pagi Sabst-Buschom prope Schiraz Kotschy, N 450) и гербарием по *A. atroviolaceum* из Ирана и с Кавказа не вызывает сомнения в их тождестве (так же, как первоописание и описания *A. atroviolaceum* в различных флорах), и мы приводим крымский вид под этим названием.

Гербарные экземпляры: 1. Крым, окр. Бахчисарая, Ялтинское шоссе, у пос. Коминтерн, вдоль посевов пшеницы, № 368, 19 VI 1974, Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова. 2. Крым, Планерское, холмы по дороге в Мертвую бухту, № 373, 28 VI 1974, они же.

2n=32. Тетраплоидный набор близок к тетраплоидным наборам этого вида, описанным ранее (Вахтина, 1965; Cheshmedjiev, 1974). Две пары спутничных акроцентрических хромосом с крупными спутниками характерны как для нашего материала, так и для материала, описанного ранее Л. И. Вахтиной. Хромосомы, наблюдавшиеся нами, по величине несколько крупнее; самая длинная из них достигает 11.5, самая короткая — 7.2 мкм (7.8 и 5.3 мкм соответственно, по данным Чешмеджиева), что, вероятно, объясняется различающимися методическими приемами приготовления препаратов (рис. 2, *4*). И. В. Чешмеджиев наблюдал в кариотипе *A. atroviolaceum* 4 пары спутничных хромосом на материале из Болгарии.

***A. sphaerocephalum* L.** Вид, распространенный в Средней и Южной Европе, на Кавказе, в Малой Азии и Северной Африке. В литературе

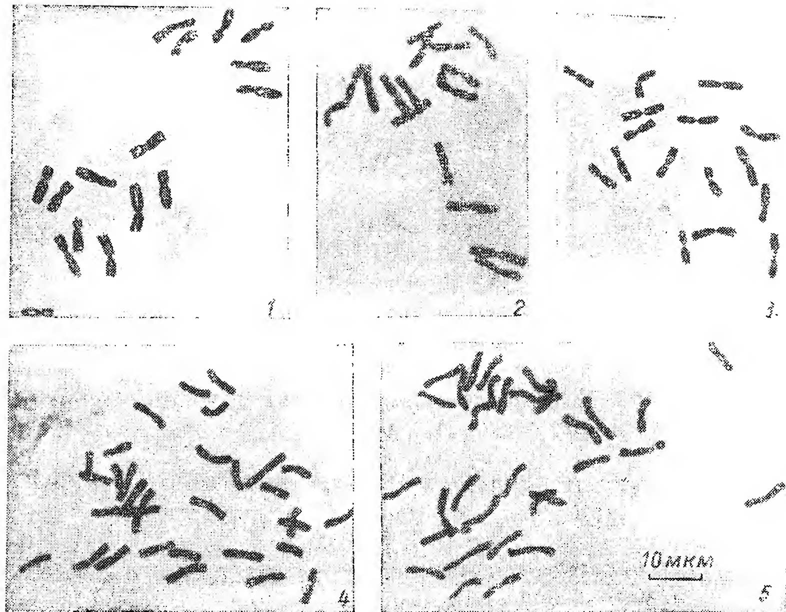


Рис. 2. Метафазные пластинки из меристемы корней видов лука (микрофотографии).
1 — A. decipiens; 2 — A. sphaerocephalum; 3, 5 — A. rotundum, 4 — A. atroviolaceum.

отмечен как весьма полиморфный вид (Бордзиловский, 1950; Омельчук, 1962б). По нашим наблюдениям, наиболее изменчивые признаки у *A. sphaerocephalum* — размеры и густота зонтиков, длина цветоножек, интенсивность окраски листочков околоцветника.

Гербарные экземпляры: Крым, Никитский ботанический сад, мыс Мартьян, по скалам вдоль берега моря, № 369, 374, 18 VI 1974, Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

2n=16. Хромосомный набор *A. sphaerocephalum* состоит из 5 пар метацентрических и субметацентрических хромосом величиной от 11.5 до 7.8 мкм и трех пар акроцентрических спутничных хромосом, индексы отношения плеч которых 4.7, 3.3 и 2.8 (рис. 2, *2*).

Кариотип этого вида был исследован ранее рядом авторов (Levan, 1931; Tschermak-Woess, 1947; Чешмеджиев, 1971, и др.). Разные авторы описали диплоидный и тетраплоидный наборы этого вида. Для диплоидного набора описано разное число спутничных хромосом. Наибольшее число спутничных хромосом (4 пары) обнаружено И. В. Чешмеджиевым для материала из Болгарии. Мы обнаружили в кариотипе *A. sphaerocephalum* 3 пары спутничных хромосом с крупными спутниками (до 3 мкм), прикрепленными к коротким плечам хромосом. Однако не исключено, что в наборе имеется еще одна пара спутничных хромосом — трудно выявляемая при данной методике хромосома с почти терминальным расположением центромеры и крупным спутником.

***A. rotundum* L.** Распространен в Средней и Южной Европе, на Кавказе, Малой Азии, Северном Иране.

Признаки вида сильно варьируют по всему ареалу, особенно изменчивы форма и окраска листочков околоцветника, густота зонтиков, длина цветоножек, что послужило поводом для выделения видов, разновидностей, форм (Шмальгаузен, 1897; Введенский, 1935; Гроссгейм, 1940; Привалова, 1972), требующих критического пересмотра на основании специальных сборов по всему ареалу.

Мы собирали материал по этому виду в окрестностях Бахчисарая. 1. Крым, Бахчисарайский район, пос. Скалистое, поворот влево от дороги на Обсерваторию, скалы с пещерами, № 375, 20 VI 1974, Л. И. Вах-

тина, Г. Л. Кудряшова. 2. Окр. Бахчисарая, Ялтинское шоссе, у пос. Коминтерн, по краю пшеничного поля, № 377, 19 VI 1974, они же.

1. 2n=16. Диплоидный хромосомный набор состоит из 6 пар метацентрических и субметацентрических хромосом величиной от 11.9 до 7.1 мкм и двух пар акроцентрических спутничных хромосом, одна из которых имеет величину 9.1 мкм, занимает IV место в наборе по величине, отношение плеч ее 2.7; другая — VI — по величине имеет 8.2 мкм, отношение плеч 4. Крупные спутники прикреплены к коротким плечам хромосом (рис. 2, *3*).

2. 2n=32. Тетраплоидный набор состоит из метацентрических и субметацентрических хромосом и четырех пар акроцентрических спутничных хромосом; крупные спутники прикреплены к коротким плечам (рис. 2, *5*). Судя по морфологии хромосом, особенно спутничных, тетраплоидный набор является автополиплоидным, однако для окончательного вывода о природе полиплоидности в данном случае необходимо специальное исследование.

Кариологически *A. rotundum* был изучен рядом авторов (Weber, 1929 — 2n=16; Levan, 1931 — 2n=32; Чешмеджиев, 1970, 1971 — 2n=40, 48; Закирова и Вахтина, 1974 — 2n=16, 32).

В Крыму мы обнаружили диплоидные и тетраплоидные популяции, между которыми не наблюдалось каких-либо морфологических различий.

***A. decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f.** На протяжении истории изучения флоры Крыма относительно видовой принадлежности этого лука исследователи высказывали различные точки зрения. Они отождествляли его с *A. nigrum* L., с *A. atropurpureum* Waldst et Kit., с *A. tulipifolium* Led. (Привалова, Прокудин, 1959) и т. д. В 1962 г. Т. Я. Омельчук описала его как новый вид *A. auctum* Omelczuk (Омельчук, 1962а). Тип: «Крымская обл., Судакский р-н, Карадаг, г. Святая, лес на вершине горы, на высоте 520 м, много, 24 V 1941 г., М. Котов».

Отличающими новый вид от *A. decipiens* были следующие признаки:

	A. decipiens	*A. auctum*
Величина луковицы, см	1—1.5 (2)	(1.5) 2—2.5
Высота стебля, см	40—50 (60)	50—60
Число листьев	3—4	4—5
Ширина листьев, мм	5—10 (15)	20—25
Форма и размеры покрывала	Заостренное, без носика, 12—14 мм	С маленьким носиком до 20 мм
Длина цветоножек, мм	25—30	5—20
Размеры листочков околоцветника, мм	3.5—4	(5) 6—6.5
Окраска листочков околоцветника	Белые или розовые	Розовато-фиолетовые и белые
Форма и размер коробочки	Шаровидная, до 5 мм дл.	Овальная, 6—7 мм дл.

Знакомство с гербарием (БИН) по *A. decipiens* с юга европейской части СССР и *A. auctum* из Крыма, в первую очередь из классического местообитания (массовые сборы Л. И. Вахтиной на Карадаге, г. Святая), показало, что эти признаки очень непостоянны, не коррелируют между собой и не являются отличительными для видов. Следует заметить, однако, что крымские популяции характеризуются бо́льшим полиморфизмом по всем перечисленным признакам. Указанные Т. Я. Омельчук для *A. auctum* признаки (в основном количественные, за исключением окраски листочков околоцветника) характерны для крымских растений так же, как признаки *A. decipiens*, т. е. встречаются крупные растения наряду с более мелкими. «Типичные» *A. auctum* редки (можно перечислить не более 15 экземпляров из гербария БИНа), остальные образцы должны быть отнесены к *A. decipiens*, хотя у них бывают иногда более короткие цветоножки или широкие листья, что вполне укладывается в пределы изменчивости видов рода *Allium*, поэтому мы присоединяемся к мнению Л. А. Приваловой (Привалова, Прокудин, 1959) о том, что в Крыму произрастает типичный *A. decipiens*, к которому мы и отнесли собранный нами

материал: 1. Крым, Планерское, Карадаг, при спуске к Лягушачьим бухтам со стороны «Чортова пальца», № 363, 23 VI 1974, Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова. 2. Карадаг, дорога к Северному перевалу, в лесу, № 362, 29 VI 1974 г., они же.

2n=16. Хромосомный набор состоит из 7 пар субметацентрических хромосом величиной от 10.3 до 6.6 мкм. Спутничные хромосомы — наиболее асимметричны (отношения плеч 2.6), спутник точечного типа (рис. 2, *1*). Кариотипически *A. decipiens* изучался ранее (Mensinkai, 1940; Cheshmedjiev, 1974). Р. О. Закирова и Л. И. Вахтина (1974) описали кариотип *A. auctum*, собранного в окрестностях г. Старый Крым, как 16-хромосомный вид, в гаплоидном наборе которого имеются две спутничные хромосомы. В нашем материале с Карадага отмечается одна пара спутничных хромосом на диплоидный набор. Кариотипически исследованный нами набор хромосом близок к набору *A. decipiens* из Болгарии, исследованному И. Чешмеджиевым.

ЛИТЕРАТУРА

Бордзиловский Е. И. (1950). Род *Allium* L. Флора УРСР, 3. — Вахтина Л. И. (1965). Сравнительно-кариологическое исследование видов *Allium* секций *Cepa* Prokh., *Haplostemon* Boiss. и *Allium*. Бот. ж., 56, 8. — Вахтина Л. И., Г. Л. Кудряшова. (1977). Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* в Казахстане. Бот. ж., 62, 4. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. Флора СССР, IV. — Вульф Е. В. (1930). Флора Крыма, 1, 3.— Гроссгейм А. А. (1928). Флора Кавказа, 1. — Гроссгейм А. А. (1940). Флора Кавказа, 2. Изд. 2-е. — Закирова Р. О., Л. И. Вахтина. (1974). Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов *Allium* подрода *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Wendelbo секции *Melanocrommyum*. Бот. ж., 59, 12. — Омельчук Т. Я. (1962а). Нові види роду цибуля (*Allium* L.) у флори України. Укр. бот. ж., 19, 2. — Омельчук Т. Я. (1962б). Систематичний склад цибуль України (рід *Allium* L.). Укр. бот. ж., 19, 3. — Привалова Л. А. (1972). Определитель высших растений Крыма. — Привалова Л. А., Ю. Н. Прокудин. (1959). Дополнения к I тому «Флоры Крыма». — Станков С. С., В. И. Талиев. (1949). Определитель высших растений европейской части СССР. — Сырейщиков Д. П. (1929). Виды, новые для Восточного Крыма, и критические заметки. Изв. Главн. бот. сада СССР, 28, 5—6. — Талиев В. И. (1907). Определитель высших растений Европейской России (кроме Кавказа и Крайнего Севера). — Фомин А. В. (1909). Несколько новых видов растений из Закавказья. Вестн. Тифлисск. Бот. сада, 14. — Чешмеджиев И. В. (1970). К цитосистематике некоторых видов рода *Allium* L. флоры Болгарии. Бот. ж., 55, 8. — Чешмеджиев И. В. (1971). Цитотаксономическое исследование некоторых видов из родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. Бот. ж., 56, 11. — Шмальгаузен И. Ф. (1897). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, 2. — Cheshmedjiev I. V. (1974). Cytotaxonomical study of certain onion species of the section *Allium*. Докл. Болгар. акад. наук, 27, 8. — Levan A. (1931). Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas, 15, 3. — Mensinkai S. W. (1940). Cytogenetic studies in the genus *Allium*. J. Genet., 39, 1—3. — Tschermak-Woess E. (1947). Über chromosomal Plastizität bei Wildformen von *Allium carinatum* und Allium—Arten aus den Ostalpen. Chromosoma, 3, 1—2. — Weber E. (1929). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über der Gattung *Allium*. Bot. Arch., 25.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 X 1977.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.9

ПАМЯТИ БОРИСА АНАТОЛЬЕВИЧА ТИХОМИРОВА (24 VII 1909—4 VII 1976)

IN MEMORIAM BORIS ANATOLIEVICH TIKHOMIROV (24 VII 1909—4 VII 1976)

4 июля 1976 г. скончался Борис Анатольевич Тихомиров, выдающийся советский ботаник, исследователь флоры и растительности Арктики и Субарктики, Заслуженный деятель науки РСФСР, заведующий лабораторией Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, вице-президент Всесоюзного ботанического общества.

Б. А. Тихомиров родился 24 июля 1909 г. под Вологдой в семье сельского фельдшера. В 1926 г. по окончании средней школы в Вологде Б. А. Тихомиров уезжает для продолжения образования в Москву, где поступает на агрономический факультет Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Окончив академию в 1930 г., Б. А. поступает на работу в Институт лугов и пастбищ. В 1931—1934 гг. он участвует в Дальневосточной экспедиции этого института. Во время экспедиции Б. А. познакомился с известным исследователем Арктики Б. Н. Городковым, под руководством которого обследовал тундры Пенжинского района. Эта встреча и совместная работа определили интересы молодого ученого, и исследование флоры и растительности Крайнего Севера с тех пор становится делом всей его жизни.

В 1934 г. Б. А. Тихомиров поступает в аспирантуру Ботанического института АН СССР и в 1935 г. защищает кандидатскую диссертацию по растительным ресурсам Дальнего Востока. В 1935 г. он вместе с Б. Н. Городковым предпринимает экспедиционную поездку в район бухты Тикси (арктическая Якутия). В этот период Б. А. Тихомирова увлекают проблемы истории флоры и растительности различных районов Арктики. В 1944 г. он защищает докторскую диссертацию на тему «Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичное время».

В 1946—1948 гг. Б. А. участвует в работе экспедиции Арктического института на Таймыре, а в 1949 г. — в Таймырской экспедиции Академии наук СССР. С этого времени Таймыр становится местом, обладающим для Б. А. особой привлекательностью. Сюда он возвращается в последнее десятилетие своей жизни, побывав до этого в тундрах низовий р. Лены, на Чукотском п-ове, на севере Финляндии, в Исландии, на Канадском Арктическом Архипелаге.

В 1952 г. Б. А. возглавил сектор растительности Севера в отделе геоботаники Ботанического института, который в 1960 г. был преобразован в лабораторию растительности Крайнего Севера, а позднее — в лабораторию Крайнего Севера. Ее руководителем Б. А. оставался до последних дней своей жизни.

Подход к изучению растительности Крайнего Севера у Б. А. Тихомирова был необычайно широким и разносторонним. Б. А. был экологом по призванию. Интерес к флоре и растительности в нем издавна и органически сливался с общим интересом к природе Крайнего Севера. Он был щедро наделен ценнейшим даром ученого-натуралиста — наблюдательностью, его

научный вклад в познание растительного мира Арктики и Субарктики поэтому оказался поразительно разносторонним. Нельзя назвать, пожалуй, ни одной отрасли тундроведения, где бы Б. А. Тихомиров не сказал своего слова, это — флористика, вопросы ботанической географии, палеогеография тундровой зоны, вопросы динамики растительности, ресурсоведение, биология растений, проблемы взаимодействия животного мира и растительного покрова Арктики, влияние снежного покрова и мерзлотных процессов на растительность тундры.

Б. А. Тихомировым написано около 220 научных работ, в том числе несколько крупных монографий. Ценным вкладом в биогеоценологию тундры является книга «Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры» (1959); вопросу о динамике северной границы леса посвящена монография «Безлесие тундры и пути его преодоления» (1962); многолетние наблюдения по биологии и экологии арктических растений обобщены в книге «Очерки по биологии растений Арктики» (1963). Эти книги отличает широта поставленных проблем, многообразие затронутых вопросов; они написаны ярким образным языком.

Широта научных интересов Б. А. Тихомирова нашла свое отражение и в тематике лаборатории Крайчего Севера. Молодой научный коллектив уже с самого своего образовачия был направлен на комплексное изучение растительного покрова Севера. За годы существования сначала группы, а затем лаборатории в ней были осуществлены разнообразнейшие исследования.

Значительно расширился «географический ареал» экспедиций, их маршруты пролегли в ранее неисследованных районах Чукотки, Верхояно-Колымской горной страны, на севере Восточной и Западной Сибири.

Большое внимание Б. А. Тихомиров уделял исследованию флоры Арктики. Будучи сам прекрасным коллектором и знатоком флоры одного из крупнейших районов Арктики — Таймыра, Б. А. неустанно заботился о пополнении гербария, инвентаризацию флоры он считал основой и первым этапом любого комплексного биогеоценологического исследования. Вот почему Лаборатория Крайнего Севера стала инициатором издания «Арктической флоры СССР» (к настоящему времени вышло в свет семь выпусков этого издания).

Впервые в нашей стране в Лаборатории Крайнего Севера было предприняты изучение хромосомных чисел, исследование репродуктивной биологии (способов опыления, ритмики цветения, семенной продуктивности, эмбриологии), симбиотрофности, фотосинтеза арктических растений. Проводилось углубленное изучение структуры и динамики тундровых биогеоценозов. Интерес Б. А. Тихомирова к палеогеографическим реконструкциям ландшафтов прошлого, начала которому было положено изучением условий залегания таймырского и березовского мамонтов, нашел свое продолжение в работах по изучению ископаемых остатков селериканской лошади и шандринского мамонта из низовьев р. Индигирки.

Результаты исследований регулярно публиковались в серии трудов лаборатории «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение»; всего вышло в свет 13 выпусков из этой серии.

Б. А. Тихомиров придавал большое значение организации стационарных исследований на Крайнем Севере для углубленного, всестороннего комплексного изучения биогеоценозов тундры. Стационары лаборатории в Большеземельской тундре (Сивая Маска) и на Таймыре (Тарея и Ары-Мас) приобрели большую известность у нас в стране и за рубежом. Мечтой Б. А. было создание биологической станции на Севере; разработке ее программы, выбору места, планам организации Б. А. отдавал много сил.

Наиболее полное выражение идея комплексного подхода к изучению тундровых экосистем нашла в работе Таймырского биогеоценологического стационара (пос. Тарея, Зап. Таймыр), организованного Б. А. Тихомировым в 1966 г. Его научным руководителем Б. А. являлся до последних дней своей жизни. На этом стационаре проводились основные работы по МБП. Именно в этот период установились прочные рабочие связи ла-

боратории не только с другими подразделениями института, но и за пределами его — с Зоологическим институтом АН СССР, с Московским и Тартуским государственными университетами, с Институтом эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, с Центральным почвенным музеем ВАСХНИЛ, с Главной Геофизической обсерваторией им. Воейкова, с Центральным Сибирским ботаническим садом. Б. А. умел привлекать людей к работе, заражать их своим энтузиазмом.

Работы лаборатории по МБП получили широкий отклик у зарубежных ученых, изучающих тундровый биом. В октябре 1971 г. в Ленинграде состоялось Международное совещание по биологической продуктивности тундры, организованное лабораторией Крайнего Севера совместно с оргкомитетом тундрового биома. Сборник трудов этого совещания, состоящий почти исключительно из докладов советских авторов, вышел из печати в Стокгольме в 1972 г.

В лице Б. А. Тихомирова ботаническая наука в целом, в особенности изучение флоры и растительности Арктики и Субарктики, советское тундроведение, потеряли крупнейшего организатора, деятельность которого выходила далеко за рамки Ботанического института. По инициативе Б. А. еще в 50-х годах начали проводиться всесоюзные встречи тундроведов (вначале они посвящались памяти Б. Н. Городкова). Эти совещания были разнообразны по тематике (слушались доклады не только по биологии, но и по географии, почвоведению, этнографии и т. д.) и привлекали большую аудиторию. Это была прекрасная школа для молодого коллектива лаборатории; молодежь училась видеть перспективу, осознавать место ботанических проблем в комплексе разнообразных вопросов освоения Севера. Эти встречи тундроведов переросли в регулярно созываемые Всесоюзные симпозиумы по изучению, рациональному использованию и охране растительного покрова Крайнего Севера. Первое такое совещание состоялось в 1961 г. в Ленинграде, а к настоящему времени прошло уже 7 таких совещаний. Подготовке каждого из них Б. А. отдавал немало своего времени и энергии.

В апреле 1972 г. доклад Б. А. Тихомирова о перспективах изучения воспроизводимых ресурсов Крайнего Севера был заслушан на заседании Президиума АН СССР. По этому докладу было принято специальное постановление, где отмечены основные итоги и определены главные направления исследований воспроизводимых ресурсов Крайнего Севера; этим постановлением Отделению общей биологии АН СССР было поручено составление доклада-прогноза по проблемам использования и охраны воспроизводимых ресурсов Крайнего Севера. Председателем комиссии по составлению этого документа был утвержден Б. А. Тихомиров, что явилось свидетельством признания его авторитета среди советских биологов — исследователей Арктики.

Б. А. Тихомиров постоянно заботился об охране природы Крайнего Севера. По инициативе Б. А. и при его участии были подготовлены материалы о состоянии лесов на их северном пределе. Эти материалы легли в основу постановления Совета Министров РСФСР об охране северных лесов. В последние годы жизни Б. А. много сил отдавал организации заповедника на Таймыре.

Помимо выполнения многообразных обязанностей заведующего лабораторией Крайнего Севера и многочисленных научно-общественных нагрузок, Б. А. периодически занимал различные руководящие посты в Ботаническом институте и Всесоюзном ботаническом обществе: в годы Отечественной войны — заместителя директора Ботанического института по научной части, в 1949—1957 гг. — ученого секретаря Всесоюзного ботанического общества, в 1957—1976 гг. — вице-президента ВБО, в 1963—1968 гг. — заведующего отделом геоботаники Ботанического института, в 1964—1968 гг. — заместителя главного редактора «Ботанического журнала».

На протяжении почти 30 лет Б. А. Тихомиров активно занимался научно-педагогической работой, читал курс лекций сначала в Петрозавод-

ском государственном университете, а с 1955 г. — курс тундроведения в Ленинградском государственном университете. Эти лекции пробуждали у молодежи интерес к флоре и растительности Крайнего Севера, заражали энтузиазмом научного поиска. Б. А. любил и понимал молодежь, легко находил с ней контакт. Во всех экспедициях на Север его всегда окружали ученики. В своих молодых товарищах он ценил наблюдательность, активность, предприимчивость, самостоятельность. Не докучая повседневной опекой, он тем не менее зорко следил за ростом молодого ученого, постоянно направлял и стимулировал его работу, щедро делился своим опытом. В одном из своих отчетов он писал: «В подготовке научных кадров важно соблюдать последовательность и привлекать к научным экспедициям еще учеников средней школы, потом тщательно выбирать студентов для курсовой и дипломной практики, а потом посылать их еще раз на лето в тундру для обдумывания и формулирования своих аспирантских задач». Многие научные направления, лишь эскизно намеченные в трудах Б. А., были подхвачены и развиты его аспирантами: изучение структуры и динамики тундровых фитоценозов, биология цветения и плодоношения, изучение симбиотрофности тундровых растений и т. д. Б. А. Тихомировым была создана школа ботаников-тундроведов с ярко выраженной биогеоценологической (экологической) направленностью. Им было подготовлено через аспирантуру около 30 научных работников.

За заслуги в научной и общественной деятельности Б. А. Тихомиров был награжден орденом Трудового Красного Знамени и удостоен почетного звания Заслуженного деятеля науки РСФСР.

Те, кто близко знал Б. А. Тихомирова, сохранят о нем память, как о живом, общительном, отзывчивом человеке, хорошем рассказчике, интересном собеседнике, человеке щедрой души, помогавшем многим и советом, и делом.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК РАБОТ Б. А. ТИХОМИРОВА, НЕ ВОШЕДШИХ В СПИСОК, ОПУБЛИКОВАННЫЙ РАНЕЕ [1]

1954. Тундры СССР, их происхождение, динамика и пути преобразования. Тез. докл. советской делегации на VIII Междунар. бот. конгрессе. М., Изд. АН СССР : 123—125.

1960. Картинки Чукотской тундры. Из записной книжки натуралиста-полярника. Краеведч. записки, вып. 3, Магадан : 133—137.

1964. Предисловие. В сб.: Проблемы Севера, вып. 8. М.—Л., «Наука» : 3—4.

1969. Геоботаническое обследование. Сельскохозяйственная энциклопедия, т. I. М., «Советская энциклопедия» : 1075—1077.

On the natural conditions of the mammoth's epoch in the north of Siberia. Arctic Institute of North America, Montreal : 1—21.

1970. Новые данные о пище шерстистого носорога в Сибири. В сб.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Гидрометеоиздат : 113—125. (Совместно с В. Е. Гаруттом и Е. П. Метельцевой).

Основные особенности биогеосферы Крайнего Севера и главные направления ее изучения. В сб.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск : 70—72.

Особенности зоокомпонента биогеоценозов тундры. В сб.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. (К 90-летию со дня рождения академика В. Н. Сукачева). Тр. МОИП, отд. биол., XXXVIII, М. : 172—183.

Первые итоги биогеоценологических исследований на Таймыре. В сб.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск : 72—75.

Предисловие. В сб.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар : 3—5.

Forest limits as the most important biogeographical boundary in the North. In: Symposium on Ecology of the Subarctic Regions. 1966, Procc. pub., 1970 : 35—40.

1971. Основные проблемы и задачи биогеоценологического изучения тундры. В сб.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., «Наука» : 7—16.

Особенности биосферы Крайнего Севера. Природа, 11 : 30—42.

Предисловие. В сб.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., «Наука» : 5—6.

Сосудистые растения района Таймырского стационара (Правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр). В сб.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., «Наука» : 161—184. (Совместно с Т. Г. Полозовой).

---

[1] Список работ Б. А. Тихомирова опубликован в «Ботаническом журнале» (т. 54, № 7, 1969, с. 1144—1150).

Стационарные исследования биогеоценозов тундры. Природа, 6 : 7—8.
1972. Изучение растительности как компонента биогеоценозов Крайнего Севера. В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., «Наука» : 53—60. (Совместно с Б. Н. Нориным).
Общие аспекты изучения биогеоценозов тундры и лесотундры. В сб.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., «Наука» : 5—18. (Совместно с А. А. Кищинским).
Предисловие. В сб.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., «Наука» : 3—4.
Предисловие. В кн.: Е. В. Дорогостайская. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., «Наука» : 3—4.
Предисловие. В кн.: А. Е. Катенин. Микориза растений северо-востока европейской части СССР, Л., «Наука» : 3—4.
Structure of the relationship among components in biogeocenoses of tundra zone In: Tundra biome. Proc. IV Intern. Meeting on the biolog. productiv. of Tundra. Stockholm : 98—101.
1973. Исследование пыльцы и спор из желудка селериканской ископаемой лошади (Якутия). ДАН СССР, 209, 6 : 1464—1466. (Совместно с В. В. Культиной).
Предисловие. В сб.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, т. 2 : 5—6.
Предисловие. В сб.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., «Наука» : 3—4.
Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера. В сб.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., «Наука» : 288—297.
1974. Изучение тундровых биогеоценозов. В сб.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука» : 251—266. (Совместно с Б. Н. Нориным и В. Ф. Шамуриным).
Specific features of the zoocomponent of tundra biogeocoenoses. I. B. P., International Tundra Biome translation, 10, Fairbanks.
1975. Продуктивность тундровых сообществ. В сб.: Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по Международной Биологической программе), вып. I. Л., «Наука» : 12—24. (Совместно с В. Д. Александровой и В. Ф. Шамуриным).
1977. Предварительные результаты изучения растительных остатков из пищеварительного тракта шандринского мамонта (Якутия). В сб.: Фауна и флора плейстоцена Сибири. Л., «Наука». (Совместно с Н. Г. Солоневич и В. В. Украинцевой).

Б. Н. Норин, Т. Г. Полозова, М. В. Соколова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 VI 1977

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.524.32

H. Dierschke. Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. Göttingen, 1974, E. Goltze, 246 S. ill. (Scripta Geobotanica, Bd. 6). (Х. Диршке. Сообщества лесных опушек по градиентам растительности и местообитаний. 1974)

YU. N. NESHATAEV, C. R. VITKO. *H. DIERSCHKE.* PLANT COMMUNITIES OF FOREST EDGES, THEIR VEGETATIONAL AND ENVIRONMENTAL GRADIENTS. 1974

В настоящее время проблема границ растительного покрова привлекает многих исследователей. В частности, это связано с развитием идеи континуума и дискуссией по этим вопросам. Особенно актуальна проблема контактных зон в тех районах, где естественный растительный покров сильно нарушен. При интенсивной эксплуатации лесов все больше увеличивается протяженность лесных опушек, этому же способствует сильная фрагментарность лесных массивов в давно окультуренных областях. Вот почему в странах Западной Европы мы наблюдаем повышенный интерес к проблеме опушек. Особенно большой вклад в изучение контактных зон растительности Средней Европы был внесен Тюксеном (1952, 1962) и Обердорфером (1957). В последние годы появились большие обобщающие работы Якуча (1970, 1972), которые осветили динамические аспекты и фитотаксономические вопросы изучения опушек. Большая структурная сложность экотопов опушек привела этого автора к некоторому пересмотру позиций школы Браун-Бланке, акцентировав внимание на физиономических и структурных признаках. Критический разбор последней работы Якуча был дан нами ранее.[1]

Работа Хартмута Диршке, вышедшая в VI томе «Геоботанических записок» кафедры геоботаники Института систематики и геоботаники Геттингенского университета, является следующим шагом в изучении растительности опушек. Автор считает, что интерес к этой проблеме вполне закономерен, так как лесные опушки представляют собой существенный элемент мозаики современного среднеевропейского культурного ландшафта. Он подчеркивает большую сложность и слабую разработанность проблемы опушек. Методическая трудность их изучения связана с чрезвычайной динамичностью экологических факторов в переходных зонах, которые не только быстро и скачкообразно изменяются на небольшом пространстве, что особенно характерно для антропогенных опушек, но и приводят к очень сильной перестройке растительных сообществ.

По своим принципам и подходам Х. Диршке является последователем Элленберга и Тюксена. В ряде прежних работ он анализировал фитосоциологические вопросы и уделял большое внимание связи растительности со средой и фенологии сообществ. Именно эти подходы и методы были им использованы при решении сложной проблемы контактных зон между лесом и открытыми местообитаниями.

Для своих исследований Диршке выбрал интересный в ботанико-географическом отношении район в окрестностях Геттингена, относя-

---

[1] Ю. Н. Нешатаев. *Пал Якуч.* Динамическая связь лесов и лесных полян. Количественные и качественные исследования синэкологических, фитоценологических и структурных отношений в лесных опушках. Бот. ж., 1973, 58, 12.

щийся, по Мейзелю, к Субатлантической провинции Среднеевропейской флористической области на самой границе с Центральноевропейской провинцией, где уже заметно флористическое влияние южноконтинентальных элементов. Низкогорная местность на водоразделе рек Лейна и Верра (бассейн р. Везер) — один из наиболее богатых во флористическом отношении регионов центральной части ФРГ, где сочетаются среднеевропейские лесные, южноконтинентальные степные и альпийские виды, многие из которых реликтовые. Виды этих групп занимают определенную экологическую нишу, что, в частности, отражается на их распределении в опушечных сообществах. Также очень разнообразна и растительность района. На развитых почвах в основном господствуют буковые и грабовые леса с травяным покровом из *Melica uniflora*, *Stellaria holostea*. Большая протяженность опушек здесь связана с интенсивным антропогенным воздействием — вырубкой лесов с целью сельскохозяйственного использования территорий.

На маломощных щебнистых почвах и выходах триасовых известняков сохранились остатки ксероморфных дубовых лесов из *Quercus robur*, *Q. petraea*, где участки сомкнутого леса чередуются с ксеротермными лужайками и зарослями кустарников, а опушки являются естественным образованием. Кустарниковые сообщества обычно сложены *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea*, а в некоторых случаях преобладает *Corylus avellana*. Для лужаек характерны и преобладают *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra*, *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium*, *Brachypodium pinnatum*. В условиях климата, переходного от субатлантического к более континентальному, для щебнистых почв характерна большая напряженность водного режима и всей экологической обстановки. Именно режим увлажнения почвы этих экотопов является важнейшим фактором в распределении и взаимодействии растительных сообществ.

Наличие в одном районе как естественных, так и образованных в результате антропогенного влияния опушек позволило сравнить их. В пределах каждого типа изучались опушки различной ориентации по странам света и контрастные по световому режиму.

Для анализа структуры растительного покрова применялся метод заложения квадратов по трансекте как простейшая форма прямого градиентного анализа. Размеры пробных площадей были различными: на лугах они равнялись 1—4, для лесов — 100 м^2, в зоне контакта закладывалось несколько более мелких квадратов размером 1×1 или 1×0.5 м. Ширина трансект была от 3 до 15 м, и начинались они в 6—10 м от опушки в сторону луга и в глубь сомкнутого леса. Данные обрабатывались математически, в том числе флористическое сходство площадок устанавливалось с помощью коэффициента Жаккара. Присутствие видов и их количественные оценки выражались с помощью наглядных рисунков и графиков, показывающих изменение обилия видов при движении по трансекте. Принимая во внимание небольшие размеры учетных площадок, автору пришлось несколько видоизменить шкалу обилия Браун-Бланке, детализировав ее для малых степеней проективного покрытия.

При выделении элементов экотонов использовались термины, принятые среди геоботаников Западной Европы: лужайки (Rasen), опушечные сообщества (Säum), опушечный кустарниковый лес (Mantel), сомкнутый лес (Wald).

Основное содержание работы заключается в детальной характеристике ассоциаций, субассоциаций и фрагментов сообществ в различных типах опушек изученной территории. Весь материал сведен в 18 таблиц, включающих 421 описание ассоциаций исследованного района. Каждая ассоциация с подразделениями на субассоциации и варианты документирована полными фитоценологическими таблицами, фенологическими диаграммами, спектрами присутствия видов, списками жизненных форм и растительных семейств, а также видов по типам их географического распространения (типов ареалов). На основании полученных данных и сведений из литературы составлены таблицы, с помощью которых могут быть

установлены фитоценологические (по автору, фитосоциологические) единицы и их иерархические ранги.

Изучение факторов среды проводилось на 20 репрезентативных пробных участках, при этом также по ходу трансекты исследовались показатели микроклимата (радиация, освещение, температура воздуха и почвы, относительная влажность воздуха и насыщение водяными парами, ветровой режим, осадки), почвенные условия, в том числе и такие показатели, как минерализация азота и другие важные аспекты минерального питания. Изучалась также биологическая активность почвы в лабораторных условиях.

Для облегчения интерпретации микроклиматических данных проведена типизация погоды (выделено 5 типов) в течение года. В процессе изучения микроклимата автор выявил интересные явления, связанные с отражением солнечной радиации от густого кустарникового полога, сильно влияющие на его тепловой режим как в дневное, так и в ночное время в сторону увеличения контрастности этих сообществ по сравнению с открытыми пространствами. В результате этого создаются достаточно экстремальные условия в травянистых сообществах переходных зон по сравнению с открытыми пространствами.

Автор убедительно показывает большую разницу в характере освещения опушек, выделяя при этом световую и теневую фазы. Эти фазы он рассматривает не только с точки зрения изменения светового потока, но и как смены комплекса микроклиматических показателей (температура, влажность воздуха, скорость ветра).

Водный режим контактных сообществ определяется противоречивыми процессами. С одной стороны, — это задержание осадков кронами деревьев, ухудшающее водный режим, с другой — уменьшение иссушения верхнего слоя почвы благодаря затенению. В итоге автор приходит к выводу, что опушки по влагообеспеченности занимают промежуточное положение между открытыми пространствами с их напряженным водным режимом и сомкнутым лесом, сглаживающим эти контрасты. Дневной ход микроклиматических показателей свидетельствует о том, что растения опушек не испытывают столь длительных и глубоких стрессовых состояний, связанных с водным режимом, как на открытых пространствах.

При изучении содержания минеральных питательных веществ и их мозаики в контактной зоне автор обращает внимание на низкую минерализацию азота в опушечных сообществах, что сближает их с открытыми местообитаниями. Диршке считает, что недостаточное минеральное питание является одним из ограничивающих факторов для настоящих лесных растений, а низкая освещенность не позволяет селиться здесь многим видам открытых пространств, поэтому здесь образуются специфический флористический состав и набор жизненных форм переходных местообитаний. Флора таких опушечных экотопов сравнительно богата, так как состоит из видов, вытесненных и из лесов и с открытых мест.

Большое внимание геоботаников Средней Европы к лесным опушкам отчасти связано с ролью их как рефугиумов для видов, неумолимо сокращающих свой ареал, а иногда уже редких. Детальный анализ условий контактных зон помогает понять причину столь стабильного существования опушек даже в условиях интенсивного антропогенного влияния. При этом выяснилось, что общие закономерности развития этих экотопов по-разному проявляются на северных и южных опушках.

В итоге детального изучения автор выделил два контрастных типа опушечных сообществ, хорошо отличающихся по набору жизненных форм, фенологии и градиентам экологических факторов. Для опушек северных, северо-западных и северо-восточных экспозиций обычны сообщества, отнесенные к порядку Galio-Calystegietalia класса Artemisietea vulgaris. Автор характеризует местообитания этих сообществ как холодные, полузатененные, с почвами, сравнительно богатыми азотом, и со сбалансированным водным бюджетом. Таким образом, основным фактором, мешающим проникновению сюда видов открытых местообитаний, является

недостаток освещения. Обычно здесь преобладают и являются индикаторными следующие виды: *Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum aureum*, *Alliaria petiolata*, *Torilis japonica*, *Rubus caesius*. Эти виды в свое время послужили Тюксену (1937) для выделения особого класса сорно-рудеральной растительности (Rudereto—Secalinetea Tx.).

В дальнейшем растительность опушечных местообитаний была отделена от собственно сорно-полевой в особый класс Artemisietea Oberd. (Обердорфер и др., 1976).

Климатические условия этих опушек очень близки к лесным, и здесь господствуют мезоморфные виды, которые в ряде случаев могут достаточно обильно произрастать в естественных лесах. Отнесение *Aegopodium podagraria* и *Urtica dioica*, которые в восточноевропейских лесах являются законными доминантами травостоя в дубравах (сныть) и черноольховых лесах (крапива), к одному классу с *Artemisia vulgaris* является спорным, так как полынь более свойственна сорно-полевым группировкам, а не лесным опушкам. Всего автор выделил и описал 9 ассоциаций полузатененных опушек. Более теплые, сухие и освещенные опушки характеризуются присутствием сообществ класса Trifolio—Geranietea порядка Origanetalia, где в качестве доминантов и руководящих (указательных) видов выступают *Trifolium medium*, *Melampyrum nemorosum*, *Geranium sanguineum*, *Veronica chamaedrys*, *Astragalus glycyphyllos*, *Calamintha clinopodium*. Сообщества этих опушек отнесены к 4 ассоциациям.

Естественные опушки по сравнению с антропогенными характеризуются более плавными переходами. Последние являются антропогенными часто только по своему происхождению, а в дальнейшем развиваются самостоятельно, приближаясь по своему характеру к естественным, и рассматриваются автором как полуестественные образования.

Диршке пытается разобраться в анализе границ растительных сообществ переходных местообитаний с позиции теории континуума, выделяя при этом три типа ступенчатости (Gefälles): континуум при отсутствии резких границ, ступенчатый континуум и дисконтинуум. Он считает, что в опушечных сообществах преимущественно мы имеем дело со ступенчатым континуумом и дисконтинуумом, и различает три типа переходов между элементами опушечной системы, а также разные типы наложения границ сообществ как с увеличением числа видов, так и с обеднением флористического состава. В частности, антропогенные опушки имеют характер ступенчатого континуума с элементами перекрытий (Uberlappung) либо представляют случаи дисконтинуума. Автором выделяются различные типы переходов между разными структурными частями опушечной экосистемы. Например, между лесной опушкой и опушечным кустарниковым лесом характерен дисконтинуум, тогда как между лесной опушкой и лугом — ступенчатый континуум. Детальный анализ видового состава на микроквадратах также дает возможность сделать вывод, что существует более резкая граница между лесом и опушками, чем между опушками и полянами.

Автор отмечает также, что иногда типичное чередование зон нарушается микромозаичностью и фрагментарностью, и это еще более осложняет анализ границ.

Работа Диршке является заметным вкладом в фитоценологическое и синэкологическое изучение контактных зон Средней Европы и представляет интерес не только для западноевропейских геоботаников, но и расширяет наши представления об опушечных сообществах. Особо интересна она для советских геоботаников, работающих в зоне широколиственных лесов и лесостепи. Подобного рода работы помогают нам понять естественные динамические процессы в сильно нарушенных растительных сообществах. Изученные автором системы представляют собой сложные структуры куртинно-полянных комплексов, которые не могут быть поняты в достаточной степени только с позиции эколого-флористической школы Браун-Бланке, а требуют детального структурного и фи-

зиономического анализа, характерного для советской геоботанической школы.

Диршке собрал исключительно богатый материал по фитоценологии и экологии опушечных сообществ, который хорошо подразделен и классифицирован. Этот материал будет служить еще многим фитоценологам для дальнейшего анализа и обобщений в связи с применением новых методических приемов и с привлечением сведений из других географических областей.

Ю. Н. Нешатаев, К. Р. Витко.

Ленинградский государственный университет,
Ботанический сад АН МолдССР,
Кишинев.

Получено 2 III 1977.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 631.547.4

Г. Е. Мисник. Сроки и характер цветения деревьев и кустарников. Киев, «Наукова думка», 1976, 392 с., с илл. (Центральный республиканский ботанический сад АН УССР). Тираж 2300. Цена 3 р. 45 к.

G. E. SCHULTZ. *G. E. MISNIK.* TERMS AND MODES OF FLOWERING OF TREES AND BUSHES. 1976

Рецензируемое издание представляет собой необычайно ценный по информации справочник о сроках и характере цветения аборигенных и интродуцированных видов и форм деревьев и кустарников в левобережной лесостепи УССР. Базой исследования послужила богатая дендрологическая коллекция парка Тростянец, находящегося в ведении Академии наук УССР. Кроме того, в работу включены данные по Лесостепной опытно-селекционной станции Министерства коммунального хозяйства РСФСР (запад Липецкой области), а также разрозненные сведения по некоторым другим пунктам, почерпнутые из литературы. В книге охарактеризованы 869 видов и 384 формы сортов древесных растений, произрастающих в открытом грунте.

Прежде чем приступить к более подробному разбору книги Г. Е. Мисника, следует ответить на вопрос, нужны ли подобного рода подробные фенологические справочники. Ведь во всех «Флорах» и «Определителях» приводятся сведения о сроках цветения и плодоношения каждого вида. Такие сведения мы найдем также и в любом дендрологическом справочнике. И все же ответ будет определенным: да, нужны. «Флоры» и «Определители» сохраняют поныне архаические черты старых травников. Сведения в них даются, как правило, с точностью до месяца и, главное, без точной географической приуроченности. Между тем средние многолетние сроки цветения и плодоношения отдельных видов в пределах одной лишь Восточно-Европейской равнины в зависимости от географического положения пункта варьируют в пределах 2—3 месяцев, а в отдельных случаях (например, *Corylus avellana* L.) — в пределах 4—5 месяцев. Если учесть амплитуду годичных колебаний погоды, то размах варьирования фенодат увеличится еще на 1—1.5 месяца. Примитивные фенологические данные «Флор» и «Определителей» ни в какой степени не удовлетворяют запросов современных ботаников различных профилей, в частности и практиков-озеленителей. Следовательно, появление специального фенологического справочника вполне закономерно. Более скромные попытки в этом направлении неоднократно предпринимались и раньше, но издание такого масштаба, как рецензируемая книга Г. Е. Мисника, появилось у нас впервые.

Книга начинается с краткой характеристики природных условий Тростянецкого дендропарка и инвентаризационной сводки произрастаю-

щих в нем деревьев и кустарников. Из них 319 видов (32%) происходят из азиатской части СССР и Передней Азии, 264 (26%) — из Японии, Китая и Центральной Азии, 177 видов (17%) — европейского и 251 вид (25%) — американского происхождения. Кратко излагается методика проведения наблюдений и их обработки. Некоторые замечания методического характера будут приведены далее. Интересны итоговые данные: по возрасту первого цветения, по подекадной динамике зацветаний, по связи сроков цветения с биоморфой древесных растений. Приведем, например, итоговые данные по срокам цветения. Свыше половины изученных видов (55%) цветет в мае, одна четверть — в июне, 14% — в апреле и 5% — в июле. В марте, августе и сентябре — лишь единичные виды.

Весь вводный раздел книги уместился на 23 страницах. Основная часть (355 страниц) посвящена сведениям о сроках и характере цветения отдельных видов и форм. Она содержит разделы о голо- и покрытосеменных растениях. В каждом разделе даются итоговые сведения по семействам и родам — в таблицах и в тексте. Семейства, роды и виды внутри семейств расположены в порядке русского алфавита. Каждый вид и форма характеризуются следующими показателями: жизненная форма, распространение, высота растения в дендропарке, происхождение исходного материала, зимостойкость в условиях Тростянца, возраст в период первого цветения, частота цветения и плодоношения, длительность цветения, размеры цветков или соцветий, средние десятилетние (1960—1969) фенодаты и диапазон изменчивости ежегодных фенодат за десятилетие, степень декоративности. Всего свыше 10 показателей. Информативность справочника велика. Пионерная работа Г. Е. Мисника, потребовавшая большого труда, заслуживает высокой оценки. Нет сомнения, что за этим первым опытом последуют аналогичные издания, призванные дать подобную информацию по другим ботанико-географическим областям СССР. Примеру Тростянецкого дендропарка уже сейчас могли бы последовать наши прославленные дендрарии — Главного ботанического сада Академии наук СССР в Москве, Ботанического института АН СССР и Лесотехнической академии в Ленинграде, Никитского ботанического сада в Крыму, Ботанического сада Академии наук БССР, Хабаровского лесного института и др.

В связи с этим хотелось бы высказать некоторые пожелания с целью повышения уровня последующих изданий. Прежде всего книга Г. Е. Мисника не выдержана в едином плане. В одних разделах она носит характер узко практического справочника для озеленителей, в других — дает более широкие представления, подтверждаемые материалами для установления биологических и биогеографических закономерностей. В изданиях академических дендрариев, конечно, должна превалировать последняя направленность. Чем выше теоретический уровень работы, тем одновременно она ценнее для практики. Г. Е. Мисник ограничивается одной фенофазой — цветением. Но цветение — лишь один из этапов генеративного процесса. Он неразрывно связан с фенофазой созревания плодов. В справочнике следовало бы объединить сведения об обеих фазах, включая также и фазу рассеивания плодов и семян. Биологически полнее следовало бы осветить и фазу цветения. Важны сведения о сроках закладки зачатков генеративных органов, о наличии вторичного цветения. В отношении одно- и двудомных видов необходимо отдельно сообщать сведения о цветении женских и мужских цветков. Следует разобрать случаи внутривидового полового полиморфизма, обычно связанного с фенологическим полиморфизмом (например, у видов рода *Acer*), отметить наличие различных сезонных рас (рано- и поздноцветущие формы рода *Quercus*) и т. д.; указать на периодичность цветения и плодоношения, где это имеет место.

Требуют уточнения и некоторые вопросы методики вычисления средних фенодат. В книге Г. Е. Мисника во всех случаях указываются фенодаты, т. е. точные календарные числа без оценки степени их точности. Фенодаты — не абстрактные математические величины, а количественные

показатели биологических явлений, которым всегда свойствен больший или меньший разброс. Наиболее точны фенодаты, вычисленные по наблюдениям над группами растений, состоящими не менее чем из 10—15 экземпляров, регулярно за весь период наблюдений. Г. Е. Мисник называет такие виды (или формы) «маяками». Так же он приводит данные по остальным видам, менее безупречным по методике наблюдений. Фенодаты растений-маяков следовало бы выделять, например, более жирным шрифтом. Одним из источников неточности в определении средних фенодат является наблюдение над единичными экземплярами, называемыми нередко «модельными». В силу разброса фенодат внутри популяций результаты наблюдений над модельными растениями могут отличаться от типичных для популяции значений нередко на ± 5 суток. Наблюдения над группами из 2—3 экземпляров также еще недостаточно точны.

Другим источником погрешностей при вычислении средних многолетних фенодат является переоценка метода «приведения» недостающих фенодат к «маякам». Если число отсутствующих фенодат в неполном ряду наблюдений не чересчур велико, метод приведения себя оправдывает. Г. Е. Мисник вполне прав, пользуясь им. Но если наблюдения исчисляются немногими годами или даже одним годом, пользоваться методом приведения рискованно. Между тем в рецензируемой книге число «средних» фенодат, вычисленных на основании однолетних наблюдений, довольно значительно. В разделе о голосеменных деревьях и кустарниках их не менее 25%. В таких случаях лучше привести реальную наблюденную фенодату с указанием года. Вот один из примеров неправомочного применения метода приведения. Средняя фенодата зацветания *Buddleia davidi* f. *african* Queen. указана 22 VII (с. 96). Эта средняя установлена на основании двух лет наблюдений. В один из них буддлея зацвела 27 VI, в другой — 13 VIII. Интервал между ними — 50 суток. Такой нереально большой интервал свидетельствует, что одна или обе фенодаты аномальны. «Маяков» с такими интервалами нет. Несомненно, что средняя фенодата 22 VII, отстоящая от обеих дат наблюдения на несколько недель, нереальна. Более осмотрительный подход к определению средних фенодат лишь увеличит научное достоинство работы.

Обязательно указывать, соответствуют ли экологические условия дендропарка природе данного вида. В случае несоответствия фенодаты могут быть сдвинуты по отношению к нормальным срокам. Так, в Тростянце брусника зацветает на 10—11 суток позднее, чем следовало бы по географическому положению пункта. Г. Е. Мисник справедливо разъясняет, что брусника, растение кислых почв, плохо переносит чернозем.

В рецензируемой книге фенодаты обработаны по декадам гражданского календаря. Это правильно. Но исследование обогатила бы параллельная обработка по естественным, или фенологическим, сезонам и субсезонам, методу, широко применяемому в фенологических работах и облегчающему сопоставление фенодат разных географических пунктов.

Как указывалось, в книге Г. Е. Мисника таксоны расположены в порядке русского алфавита. В научных справочниках предпочтительнее расположение таксонов по естественной системе. Следует также продумать возможность уплотнения справочника путем представления основных параметров в табличной или графической форме, например как в книге И. Н. Бейдеман «Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ» (1974).

К сожалению, в целом очень богатую материалами ценную книгу портит небрежно составленный список литературы, насчитывающий около 100 названий. Список кончается публикациями 1971 г.; за 1972 и 1973 гг. включены лишь два названия. Разрыв между 1971 г. и годом издания — 1976 — составляет 5 лет. В наше время быстро растущей научной информации такой разрыв недопустим. Но список литературы и за старые годы составлен неудачно. Отсутствуют многие важные источники. Например, не упоминаются основополагающие работы украинского фенолога В. А. Поггенполя. Нет в списке серьезных дендрофенологических

работ И. Д. Юркевича и его школы (кроме одной работы Шкутко). Отсутствуют «Фенология древесных и кустарниковых пород» Б. И. Иваненко (1962), «Дендрология» А. П. Шиманюка (1967). Нет ссылок на публикации Никитского ботанического сада, методическую работу А. Г. Головача (1951) «Фенологические наблюдения в садах и парках». Список досадных пропусков можно было бы продолжить. С другой стороны, ряд включенных в список изданий имеет к содержанию книги отдаленное отношение. Например, две приведенные работы автора этих строк говорят о фенологии травянистых растений, а по дендрофенологии не содержат ничего существенного. Бросается в глаза досадная опечатка: «Биохимический календарь» вместо «Биоклиматический календарь г. Свердловска» В. А. Батманова. Эти недочеты должны быть поставлены в вину не только автору, но и редактору.

Как указывалось, более половины приведенных в книге видов — иноземного происхождения. Таким образом, книга представляет интерес и для зарубежных ботаников. Однако ничего не предпринято, чтобы сделать это издание более доступным за пределами СССР. Продуманно составленное резюме на английском языке могло бы значительно облегчить использование книги иностранными ботаниками. Технически книга издана хорошо. Текст оживляют 27 черно-белых иллюстраций и несколько таблиц цветных фотографий.

В целом же автора и украинских ботаников следует поздравить с почином в составлении и издании ценного типа дендрологических справочников, который с удовлетворением встретят ботаники академического профиля, практики-озеленители и широкий круг любителей природы.

Г. Э. Шульц.

Ленинград. Получено 22 IV 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.7 (470.324)

Камышев Н. С., К. Ф. Хмелев. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж. Воронежский государственный университет, 1976, 180 с. Ц. 1 р. 38 к. Тираж 3000 экз.

M. I. KOTOV. *N. S. KAMYSHEV, K. F. KHMELYOV.* PLANT COVER OF VORONEZH DISTRICT AND ITS PROTECTION

В Воронежской обл. в разное время работало много видных ботаников: Б. М. Козо-Полянский, Б. А. Келлер, Л. Г. Раменский, С. В. Голицын и другие, которые изучали флору и растительность области. Рецензируемая книга является не только сводкой, но и оригинальной работой; в ней высказан ряд интересных новых взглядов, в особенности по классификации степей, по истории происхождения и о возрасте реликтов и эндемов, по классификации сорной растительности и др. Название работы не отражает полностью ее содержания. Следовало бы назвать ее «Растительность и флора Воронежской области, их происхождение и возраст». В книге вопросам охраны природы отведено мало места, флоре и растительности области уделено много внимания. Работа, кроме предисловия и заключения, содержит следующие разделы: Природные условия Воронежской обл.; История изучения флоры и растительности Воронежской обл.; Флора и ее характеристика; Растительность и ее характеристика (в этом разделе выделены лесные сообщества: сосновые леса; дубовые леса; вязовые леса; ясеневые леса; ольховые леса; ивовые леса; кустарники; кустарниковые сообщества — терновники, бобовники, розарии, вишарники, дерезняки, спирейники, ракитники; полукустарниковые сообщества — тересkенники или белолазники, иссопники; полукустарничковые сообщества — полынники беловойлочные, тимьянники, ромашники; травяные сообщества — степи, посевы культурных растений с их сорняками, луга, сообщества водоемов, болот); Из истории растительного

покрова Воронежской обл.; Закономерности распределения и становления растительных сообществ Воронежской обл.; Ботанико-географическое подразделение Воронежской обл.; Список растений, произрастающих на территории Воронежской обл.; Литература.

Н. С. Камышев изучает флору и растительность Воронежской обл. много лет. В списке литературы приведено 57 его работ. Он известный специалист по степям и сорным растениям. В течение многих лет участвовал в экспедициях, вел стационарные наблюдения в заповедниках, где изучал залежи и динамику восстановления степной растительности. К. Ф. Хмелев, его ученик — специалист по болотам, лугам и водной растительности; в списке литературы указаны 9 его работ.

Авторы приводят большой список литературы из 385 названий на русском языке и 16 — на иностранных. Но, к великому сожалению, авторам не известны многие работы украинских ботаников. Растения, приведенные в списке, а также все растительные сообщества, отмеченные в Воронежской обл., встречаются и на Украине. Флора и растительность на меловых обнажениях области по рекам Дону и Белой та же, что описана украинскими ботаниками по р. С. Донцу и его притокам.

Украинскими ботаниками — флористами и палеоботаниками — много сделано по изучению современной и прошлой истории развития флоры и растительности. Определенный ими возраст различных реликтов и эндемов (особенно меловых) часто расходится с таковым, данным авторами рецензируемой книги. Авторы книги впервые указывают для Воронежской обл. и Среднерусской возвышенности первичные березовые леса на меловых почвах, но пишущий эти строки еще в 1947 г. в работе «Растительность Башкирского государственного заповедника на Южном Урале» (Бот. ж. АН УССР, ч. 3—4) указал на существование боров и первичных березовых лесов на Среднерусской возвышенности и отметил связь растительности этой возвышенности и Южного Урала. Взгляды Д. И. Литвинова развиты мною в работе 1947 г. «Горные сосновые боры как проблема исторической ботанической географии» (Бот. ж. АН УССР, ч. 1—2). Не использована воронежскими ботаниками и капитальная четырехтомная монография «Рослинність УРСР» (Київ, 1968—1973).

Наибольшее число редких видов (больше одной трети их), содержащихся в списке, встречается на меловых склонах, остальные — на песках. В виде больших холмов мел выходит на дневную поверхность на правых берегах р. Дон и его притоков, а также на правом берегу р. Белой, притока р. Айдар. Наличие на юге Воронежской обл. многих видов меловых обнажений объясняется тем, что эта территория не была покрыта ледником.

Осиновые леса в Воронежской обл. имеют первичное и вторичное (большинство лесов) происхождение. Для лесо-степной полосы Воронежской обл. характерны осиновые рощи, приуроченные к водораздельным понижениям — западинам и блюдцам, получившие названия «осиновых кустов», колков или баклуш. Они первичного происхождения, генетически связаны с ивняками, болотами, лугами, степями и галоидо-фитоценозами и в совокупности с ними составляют степной комплекс (Келлер, 1921) или лесостепной комплекс (Камышев, 1965). Я присоединяюсь к мнению авторов, считающих «осинники» древними и первичными. Осина имеет миоценовый возраст, она входила в состав третичных лесов. В доагрокультурный период степи занимали территорию всей Воронежской обл., чередуясь на водоразделах с дубовыми лесами и лесостепным комплексом. Встречались они и на перегнойно-карбонатных почвах склонов, балок и речных долин, а также на песках и супесях надлуговых террас речных долин. Степи, как указывают авторы, нередко подразделяют на луговые и ковыльные (Келлер, 1931), северные и южные (Алехин, 1931) с их дальнейшим подразделением как по внешним условиям (географическое положение, почвы), так и по признакам самих степей. Последний подход применяется все чаще (Лавренко, 1940, 1959; Камышев, 1961, 1963, и др.). В рецензируемой работе авторы делят степи Во-

ронежской обл. на разнотравные, осоковые и злаковые. Разнотравные и осоковые степи с *Carex humilis* Leyss. встречались в прошлом на водоразделах преимущественно в лесостепи; злаковые — в южной, степной половине области, хотя иногда были и в лесостепной полосе (тырсоковыльная степь у ст. Тойда). Остатки разнотравных, осоковых и злаковых степей сохранились в виде отдельных участков на склонах южной части Воронежской обл. Из разнотравных степей наиболее интересны проломниковая с *Androsace koso-poljanski* Ovcz. и лапчатковая с *Potentilla tanaitica* Zing.; из злаковых — костровая, типчаковая, змеевиковая и ковыльная. Среди ковыльных степей в свою очередь выделяется перистоковыльная, узкоковыльная, тырсоковыльная и лессинго-ковыльная. Местами проломниковые ассоциации прерываются низкоосоковой или фрагментами шиверековой ассоциации. Подобные и сходные с ними растительные сообщества, покрывающие округлые и меловые склоны («лбы» или «корвежки»), Д. И. Литвинов (1890) называл яйлой, или «сниженными альпами», считая, что они представляют собою остатки сообществ ледниковой эпохи.

Авторы изучили также степные залежи в Каменной степи и в Хрипунском заповеднике (Богучарский р-н). Залежи под влиянием хозяйственной деятельности человека превращаются в степь, а под влиянием естественных процессов — в подобие луга, зарастающего со временем кустарниками и деревьями. Плодородная почва восстанавливается в том и другом случаях, но на некосимых залежах этот процесс идет быстрее. Согласно постановлению Воронежского облисполкома от 21 января 1969 г., 15 степных участков в области объявлены заповедниками.

На территории области авторы выделяют три провинции: Среднерусскую дубово-сосновую (хвойно-широколиственную — по Лавренко, 1950), Среднерусскую лесостепную и Южнорусскую степную. В связи с разнородностью геологических, почвенных и климатических условий Воронежской обл. и обусловленной ими пестротой растительного покрова на ее территории выделяются, кроме провинций, 4 округа и 6 ботанических районов.

Приведенный авторами список растений Воронежской обл. включает 1932 вида: из них культурных — 349 и дикорастущих — 1583, причем в пределах рода *Hieracium* даны только основные виды по «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964). Среди них много интересных и редких для области растений. Назовем некоторые растения, находящиеся на грани уничтожения и известные в единичных местах: *Betula litwinowii* Doluch. (у с. Нижний Каракут Подгорецкого р-на); *Linnaea borealis* L. и *Ledum palustre* L., известные только из Воронежского государственного заповедника; *Salix myrtilloides* L. (Подгорецкий р-н); *Seseli elegans* Schischk. (Аннинский р-н); *Potentilla tanaitica* Zing. (Бобровский и Таловский р-ны); *Laserpitium hispidum* Bieb. (Павловский р-н); *Cephalaria litwinowii* Borb. (на востоке области); *Hedysarum cretaceum* Fisch. (на юго-востоке области в Калачаевском и Петропавловском районах). Авторы впервые указывают для области следующие растения: *Peucedanum euphiminae* Kotov (юго-запад), *Orobanche sarmatica* Kotov и *Puccinelia fominii* Bilyk, не приведенные в «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского и известные до сих пор только для Украины, откуда они и описаны. Состав сорной флоры на территории области за последние десятилетия пополнился новыми адвентивными растениями.

По всей области недавно появились и теперь сильно распространились *Amaranthus blitoides* S. Wats. и *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. и на юго-западе и юге области — *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schultz. Редкими растениями по всей области являются *Erigeron anuus* (L.) Pers. и *Capsella orientalis* Klok. и в отдельных районах *Ambrosia artemisifolia* L. (Богучарский р-н) и *A. trifida* L. (Богучарский и Калачаевский р-ны).

М. И. Котов.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 17 III 1976.

ХРОНИКА

УДК 502.7 (100)(063)

РАБОТА СЕКЦИИ «НАЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРКИ И ЗАПОВЕДНИКИ, ИХ РОЛЬ В НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ И РАЗВИТИИ РЕКРЕАЦИИ» СИМПОЗИУМА КОМИССИИ «ЧЕЛОВЕК И СРЕДА» НА XXIII МЕЖДУНАРОДНОМ ГЕОГРАФИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ (СССР, Дон—Волга, 15—25 июля 1976)

C. R. VITKO. SECTION «NATIONAL PARKS AND RESERVES, THEIR ROLE IN RESEARCH AND IN RECREATION PLANNING» OF THE SYMPOSIUM «MAN AND ENVIRONMENT» OF THE XXIII INTERNATIONAL GEOGRAPHICAL CONGRESS (USSR, DON-VOLGA-RIVERS, 15—25 JULY 1976)

28 июля 1976 г. в Москве в Кремлевском Дворце Съездов состоялось торжественное открытие XXIII Международного географического конгресса под девизом «Научно-техническая революция и география». Основной московской встрече предшествовала работа 28 симпозиумов в различных городах нашей страны.[1] Возможные пути решения проблемы охраны окружающей среды на основе международного сотрудничества ученых обсуждались на всех структурных подразделениях конгресса. Этому вопросу специально был посвящен симпозиум комиссии «Человек и среда», работа которого проходила на теплоходе «Добрыня Никитич», следовавшем по маршруту Ростов-на-Дону—Казань. В работе симпозиума участвовали 82 советских и 52 иностранных ученых, в том числе президент XXIII МГК И. П. Герасимов и президент Международного географического союза Ж. Дреш (J. Dresch, Франция). Научной программой руководили Г. Уайт (J. White, Колорадский университет, США), С. Л. Вендров (Институт географии АН СССР), Т. В. Звонкова и С. П. Горшков (Московский государственный университет). Работали 5 секций: 1) Проблемы комплексного использования великих рек мира; 2) Национальные парки и заповедники, их роль в научных исследованиях и в развитии рекреации; 3) Влияние процессов урбанизации на окружающую среду; 4) Ограничивающее влияние окружающей среды на экономическое развитие; 5) Изучение стихийных бедствий.[2]

Заседания секции «Национальные парки и заповедники. . .» проходили под председательством И. Нельсона (I. G. Nelson, Университет Ватерлоо, Канада) и Ю. А. Исакова (Институт географии АН СССР). На них обычно присутствовало 30—40 человек. Было заслушано 12 докладов ученых из СССР, Канады, Польши, ГДР, США, Норвегии и Нигерии. Кроме того, участники ознакомились с текстами 13 опубликованных тезисов. Все это позволило сравнить и обсудить проблемы и формы охраны территорий в Советском Союзе, социалистических и капиталистических странах Европы и Америки, а также в развивающихся странах.

От Советского Союза было представлено 5 докладов. С обстоятельным докладом «Заповедные территории Советского Союза», подготовленным **В. В. Криницким, К. П. Митрюшкиным и Ю. А. Исаковым**, выступил **Ю. А. Исаков**. Подчеркнув, что основным типом охраняемых территорий СССР являются заповедники, которые по своему назначению и режиму не имеют достаточно полных аналогов охраняемым территориям в других странах мира, он остановился на принципиальных различиях, которые существуют между заповедниками в СССР и зарубежными резерватами. Задача наших заповедников — сохранение генофонда растений, животных и природных экосистем в целом, что несовместимо с рекреацией. Заповедники — это своеобразные лаборатории в природе, где проводятся многолетние, круглогодичные комплексные наблюдения. Далее докладчик рассказал о перспективах развития системы заповедников в СССР. Однако в связи с интенсивным ростом туризма в настоящее время необходимо создание системы территорий рекреационной направленности, в частности природных (национальных) парков. Три первых природных парка уже созданы в республиках советской Прибалтики и более десяти находятся на стадии организации. Кроме того, Ю. А. Исаков остановился на весьма важных и сложных проблемах, с которыми приходится сталкиваться при организации охраны природы. Это главным образом вопросы

---

[1] Хронику XXIII МГК, тексты основных докладов и приветствий, список публикаций конгресса см.: Известия АН СССР, сер. геогр., 5 и 6 (1976); 1 и 2 (1977).

[2] Тезисы докладов и сообщений симпозиума «Человек и среда» опубликованы (М., 1976).

влияния на заповедники и резерваты окружающих их территорий, целесообразности сохранения малых участков ландшафтов, когда невозможно сберечь экосистему в целом, охраны природных комплексов речных долин и дельт, реакклиматизации и регулирования численности животных на охраняемых участках. По мнению докладчика, вполне назрел вопрос о создании единой классификации охраняемых территорий в мировом масштабе.

В докладе **Г. Б. Григоряна** и **А. А. Чилингаряна** (Институт географии АН Армянской ССР) «Заповедники Армянской ССР и перспективы их развития» были охарактеризованы уникальные ландшафты Хорсовского и Дилижанского заповедников. В Хорсовском заповеднике (27 тыс. га) охраняются уникальные сообщества низкогорных субтропических пустынь, фриган, томилляров, шибляков, дубовых разреженных лесов, среднегорных степей. Особой красотой там отличаются арчевые редколесья с пятью видами можжевельника. Из 1500 видов высших растений 80 — эндемичные и реликтовые. Дилижанский заповедник (24 тыс. га) — это единственное место в республике, где сохранились нетронутые сомкнутые дубовые и грабовые леса. Здесь же находится самая большая в Закавказье роща *Taxus baccata* L. Были высказаны некоторые соображения, относящиеся к решению природоохранных проблем в республике. Если при организации первых заповедников ведущую роль играли биологи, то теперь в природоохранную деятельность все шире включаются географы. Докладчики считают, что в связи с массовым туризмом возникла необходимость в известной мере использовать заповедники для рекреации, и поэтому необходимо провести трехзональное районирование их территорий с введением различных режимов охраны. Очень важно объявить национальным парком уникальный ландшафт Севанского бассейна. Была также высказана мысль о необходимости выделения заповедных территорий, проходящих через все горные пояса (сплошные ландшафтные горные профили). Научные исследования в заповедниках должны носить комплексный характер и проводиться по единой методике хотя бы в пределах одного региона.

Ю. П. Кравчук (Отдел географии АН Молдавской ССР) в докладе «Охрана памятников природы в Молдавской ССР» рассказал о разнообразных природных объектах, взятых под охрану в республике. Это геологические, палеонтологические, гидрологические памятники, естественные живописные ландшафты, старые парки, ценные лесные и степные участки, редкие виды растений и вековые деревья. В настоящее время группа природоохранных исследований Отдела географии АН МССР продолжает работу по выделению дополнительных ценных объектов и по разработке режимов их охраны.

Доклад **П. В. Ковалева** и **В. Л. Виленкина** (Харьковский государственный университет) «Географические модели охраны природы и рекреационного обеспечения населения промышленно развитых территорий» был зачитан **Л. А. Голубом.** В нем подчеркивается, что в промышленных районах рекреационное обеспечение населения неотъемлемо от охраны природы, поэтому для них предлагаются проекты рекреационных систем, где предусмотрено выделение трех зон отдыха: 1) кратковременной рекреации, 2) кратковременной рекреации с элементами выходных дней и 3) пригородной рекреационной зоны. Для этих целей можно использовать и нарушенные ландшафты после их мелиорации и озеленения.

Вопросам восстановления нарушенных ландшафтов был посвящен доклад **Т. П. Федосеевой** и **В. Ю. Богуславского** (НИИ земельных ресурсов, г. Москва) «Рекультивация земель в долине Волги». Были изложены основные принципы и методика восстановления растительности на примере Сокских карьеров в Жигулях. Путем рекультивации этому нарушенному уникальному ландшафту удалось вернуть прежний живописный вид. Всего в Поволжском экономическом районе восстановлено свыше тысячи гектаров земель.

С. Лещицкий (S. Lesczyczky, Польская Академия наук) в докладе «Охраняемые территории при территориальном экономическом развитии страны» подчеркнул необходимость сохранения сбалансированной пропорции между разными видами использования земель, особенно доли охраняемых территорий разного ранга и назначения. Составлению планов территориального хозяйственного развития Польши (с перспективой до 2000 г.) предшествовала огромная работа, проделанная Институтом географии и территориального развития ПАН по классификации видов использования земель, типов охраняемых территорий (10 категорий) и отдельно типов охраняемых лесов (9 категорий). Все эти классификации полностью приведены в опубликованных тезисах. Согласно разработанной схеме рациональной структуры территории ПНР, в урбанизированных районах зеленые площади должны занимать не менее 10%, а в пригородных зонах — до 50%. Лесистость страны должна возрасти с 27.3% в 1975 г. до 35% в 1990 г. В настоящее время только около 5% охраняемых территорий может быть отнесено к заповедным. Докладчик продемонстрировал карты «Лесистость на душу населения по экономическим районам», «Лесистость к 2000 г.», «Рекреационные территории», «Рекреационное использование территорий в конце недели» и т. п.

Сверх программы с докладом «Охраняемые территории Германской Демократической Республики» выступил **Г. Рихтер** (H. Richter, Университет в Галле им. Мартина Лютера). Характерные для ГДР высокая степень индустриализации и интенсивное использование природных ресурсов на протяжении многих веков привели к тому, что участков нетронутой природы здесь практически уже не существует. Система охраняемых территорий включает: 1) земли, сохраняемые для использования природных ресурсов, например водоохранные леса; 2) ландшафты с ограниченным использованием ресурсов, в том числе рекреационные территории; 3) участки с полным запрещением ис-

пользования природных ресурсов; обычно они небольшие по площади (менее 1 км^2) и, по-видимому, лишь некоторые из них по режиму эквивалентны нашим заповедникам. Все охраняемые территории закреплены законом о землепользовании.

И. Нельсон (I. Nelson, Университет Ватерлоо, Канада) в докладе «Задачи исследования и управления в канадских национальных парках» рассказал о том, что в настоящее время в стране около 30 национальных парков (НП), которые находятся в федеральном и провинциальном подчинении. В некоторых из них до 20% земель принадлежит частным владельцам, что усложняет управление. Структура канадских НП является модификацией модели, разработанной в Соединенных Штатах, в которой выделяются три зоны: дикая природа, рекреационная и интенсивно используемые земли. Основное направление исследований в НП должно быть связано с изучением изменений в экологической обстановке под влиянием рекреации. Необходим более точный учет влияния на среду большого числа посетителей, рекреационных сооружений, техники и т. п. Отрицательное воздействие отдыхающих может быть в значительной степени нейтрализовано установлением норм предельной нагрузки, правильного расположения троп, площадок, кемпингов. Первоочередной задачей является разработка методики изучения взаимодействия природы и человека в НП. Значительное внимание надо уделять анализу представлений, которые существуют о НП у специалистов, посетителей и местного населения (оказалось, что многие канадцы ничего не знают о назначении НП). Кроме того, необходима разработка научных основ управления НП. Докладчик показал, как в течение определенного промежутка времени менялись теория и практика управления, что особенно хорошо видно на примере отношения к пожарам. Было замечено, что борьба с пожарами приводит к нежелательным сменам растительности и видовому однообразию лесов. Теперь пожары рассматриваются как необходимый компонент природных экосистем. В настоящее время НП являются основной формой охраняемых территорий Канады, однако там все больше ощущается необходимость в их более разнообразных типах.

В докладе «Организация проектируемого НП высокотравных прерий в США» **Д. Кромм** (D. Kromm, Канзасский университет, США) подробно охарактеризовал ландшафт и растительность будущего НП, рассказал о его планировке, общеобразовательной и научной программах. При значительном числе НП в США до сих пор нет НП в высокотравных прериях, которые были когда-то типичным ландшафтом страны от южной Канады до Мексиканского залива. В настоящее время прерии лучше всего сохранились в восточном Канзасе (Флинт-Хиллз), где и разрабатывается проект создания НП на площади 24 тыс. га. В видовом составе их растительных сообществ преобладают *Andropogon furcatus*, *Sorghastum nutans* и *Panicum virgatum*. Одна из задач парка — сохранение этих уникальных сообществ. Поскольку прерии сформировались в результате воздействия на растительный покров пожаров, решено и в дальнейшем использовать огонь в качестве регулятора экосистем. До развития современного интенсивного скотоводства в этом районе водились бизоны, которых предполагается реакклиматизировать. НП будет иметь традиционное зонирование, и бóльшую часть в нем (14 тыс. га) займет зона охраняемых экосистем. Экскурсии, выставки, учебные тропы помогут ввести посетителей в мир сложных взаимоотношений в природе. Научные исследования проводятся с целью правильной организации работы НП.

В докладе **А. Орме** (A. Orme, Калифорнийский университет, США) «Возможно ли сохранение НП Редвуд в Калифорнии наряду с продолжением лесозаготовок поблизости от него?» изложена конфликтная ситуация, возникшая между НП и частными владельцами, проводящими рубки на окружающих пространствах. Это один из примеров проблемы охраняемая территория—окружающее пространство. Охарактеризовав ландшафт НП с уникальными лесами из *Sequoia sempervirens* Endl., достигающей 110 м высоты, докладчик остановился на мероприятиях, проводимых на склонах, прилегающих к НП. Стоимость древесины, полученной с одного дерева секвойи, в среднем оценивается в 25 тыс. долларов, что вызывает повышенный интерес к эксплуатации этих лесов. С вырубкой водоохранных лесов, которых сохранилось не более 20%, усилились паводки и отложения аллювиальных наносов на территории НП. Однако, как следует из доклада, такие стихийные бедствия, как пожары, паводки, оползни, были неотъемлемой частью естественной обстановки этих лесов, а борьба с пожарами привела к тому, что секвойю начала вытеснять *Pseudotsuga taxifolia* (Poir.) Britt. Докладчик приходит к несколько неожиданному выводу о пользе вышеупомянутых лесозаготовок, которые «по всей вероятности, способствуют сохранению сообществ секвойи, создавая условия, воспроизводящие стихийные бедствия, и этим содействуя развитию подроста за счет ослабления старых деревьев и препятствуя нашествию других видов».

Разбору примеров конфликтных ситуаций был посвящен заслушанный вне программы доклад **О. Далланда** (O. Dalland, Норвегия) «Охрана природы и экономическая деятельность — конфликт или общие интересы?», где была предложена таблица качественной оценки степени конфликтности ситуации. Докладчик считает, что конфликт можно предотвратить или смягчить, если правильно выбрать территорию для охраны, обнаружить конфликт как можно раньше, найти пути компенсации ущерба.

Природоохранные проблемы развивающихся стран были показаны в опубликованном тесте доклада **Ж. Лемье** и **М. Боза** (J. Lemje, M. Boza) «Современное состояние и будущее устройство НП Коста-Рики». Страна находится на первых этапах создания современных форм резерватов, в частности НП; особенно остро стоит задача правильного выбора объектов. Экономическое состояние государства не позволяет выделить большие средства на охрану территорий, поэтому авторы считают, что лучше охранять

пока небольшое число участков. Актуальной является проблема воспитания природоохранительного сознания как среди населения, так и среди ответственных работников.

Доклад **А. Оджа** (A. Ojo, Университет Иво, Нигерия) «Национальные парки и другие охраняемые территории в условиях меняющейся экономики Нигерии» отражает историческую смену характера охраняемых территорий в Нигерии и современное состояние этого вопроса в стране. Раньше охранялись земли вождей племени или короля, участки, связанные с культовыми ритуалами, или места захоронений. В настоящее время создаются НП. Докладчик продемонстрировал карты плотности населения, геоморфологическую, растительности, НП и резерватов, лесных резерватов, которые выделяются в самостоятельную охраняемую единицу. Под лесными резерватами находится около 10% лесопокрытой площади: это заболоченные, саванновые и дождевые леса. К лесным резерватам относятся участки, выделяемые для: 1) сохранения наиболее быстро исчезающих типов растительности и особо ценных видов; 2) создания лесов там, где ранее они были сведены; 3) посадки новых видов древесных пород из коммерческих или экологических соображений на безлесных территориях; 4) научных исследований с целью определения путей наиболее рационального использования лесов. Из них только первая категория земель соответствует понятию заповедности в полном смысле этого значения. Большая роль отводится охотничьим заказникам, где отстрел животных и дичи строго контролируется. Научная работа в резерватах осуществляется учеными университетов и других научных центров. В докладе четко проводится мысль, что природоохранная работа должна координироваться с общим использованием территорий.

Сверх программы с информацией о состоявшемся в нашей стране (Москва—Репетек, 1976) советско-американском симпозиуме по биосферным заповедникам выступил **И. П. Герасимов**, который изложил проект советской программы по созданию системы заповедных территорий в мировом масштабе.

При обсуждении заслушанных докладов развернулась оживленная дискуссия по трем основным проблемам: 1) возможность, целесообразность и пути создания единой международной системы охраняемых территорий; 2) необходимость управления, основные задачи и методы его на охраняемых территориях; 3) научные исследования в НП и заповедниках. Рабочая группа под руководством Ю. А. Исакова (СССР) и И. Нельсона (Канада) обобщила материалы этой дискуссии и подвела ее итоги, краткое содержание которых дается ниже.

Организация охраняемых территорий в разных странах имеет своеобразные исторические и культурные корни, поэтому трудно унифицировать отдельные национальные системы. Однако необходима унификация терминов, поскольку под одним названием в отдельных странах подразумеваются разные типы резерватов и, наоборот, нередко территории с одинаковыми режимами охраны называются по-разному. Для этого нужно провести инвентаризацию номенклатуры охраняемых территорий во всех странах и уточнить понятия соответственно задачам и режимам охраны. Все это требует активного обмена публикациями. Большинство участников дискуссии считают, что при создании единой международной номенклатуры охраняемых территорий ключевыми должны быть задачи (цели), согласно которым организуется охрана. В частности, Ю. А. Исаковым был предложен перечень задач и соответствующих им форм охраняемых территорий Советского Союза (большинство территорий имеют многоцелевое назначение). Например, создание заповедников преследует такие цели, как сохранение природных или полуприродных экосистем, генофонда растений и животных определенных экосистем, в том числе редких и исчезающих видов.

В соответствии с задачами охраны для каждого типа территорий должен быть разработан и узаконен план мероприятий. Он может включать такие меры, как защита, сохранение, регулирование; при этом необходимо представлять последствия любых действий. Сохранение растений и животных может потребовать регулирования водного режима, применения отстрела, пожаров и т. п. На определенных типах охраняемых территорий допускается рекреационное использование, научные исследования и другие виды контролируемой деятельности. Размеры охраняемых территорий и использование окружающих земель должны обеспечивать выполнение задач охраны. Поскольку НП являются многоцелевыми, то для предотвращения конфликтов оптимальным методом служит зонирование с различными режимами в пределах каждой зоны. Система управления НП включает мероприятия по сохранению ландшафта или экосистемы, а также по организации доступа посетителей, по просвещению и воспитанию. При обсуждении вопросов управления охраняемыми территориями советскими учеными было обращено особое внимание на необходимость договориться о требованиях, предъявляемых к термину «заповедность». Ю. А. Исаков предложил применять слово «заповедник» (zapovednik) как непереводимый на другие языки термин для территорий, «где отсутствует вмешательство человека в естественное течение природных процессов».

В результате обсуждения вопроса о научных исследованиях в НП и заповедниках в самом общем виде было решено, что необходимы мониторинг (служба слежения) и оценка природных и культурных процессов как внутри резервата, так и вне его. Следует тщательно фиксировать и изучать все изменения в растительном покрове, животном мире, а также в других природных явлениях, как это делается в советских заповедниках. В более широких масштабах мониторинг будет осуществляться в заповедниках, создаваемых по программе «Человек и биосфера». Должны также отмечаться изменения в социальных и культурных процессах, например, типах рекреационного использования, количестве и поведении посетителей. Особое внимание следует уделять воздействию окружающих территорий на природу и экосистемы резервата. Было предложено

применять стандартные методы в научных исследованиях в разных странах с тем, чтобы обеспечить сравнимость результатов и использование их при составлении прогнозов изменений биосферы. Большая часть этих исследований должна проводиться географами, но на междисциплинарной основе, т. е. необходимо больше внимания уделять комплексным разработкам.[3]

В настоящее время имеются значительные различия в основных направлениях научных исследований в советских заповедниках и в зарубежных НП. В наших заповедниках, которые рассматриваются как эталоны нетронутой природы, проводится систематическое изучение естественных природных процессов, тогда как в НП основные исследования связаны с разработкой научных основ управления, с определением норм рекреационных нагрузок, большое место отводится изучению отношения к НП окружающего населения и посетителей.

Резюмируя итоги обсуждения современного состояния проблемы охраняемых территорий в мировом масштабе с точки зрения географов, хочется обратить внимание на следующие узловые моменты: 1) начата сложная работа по созданию международной номенклатуры охраняемых территорий; 2) разработан проект системы охраняемых территорий (включая биосферные заповедники) с единой программой для изучения глобальных изменений биосферы; 3) претерпевают изменения национальные системы охраняемых территорий, что особенно хорошо видно на примере развивающихся стран. Во многих государствах, например Канаде, Норвегии, ощущается потребность в более разнообразных формах охраны территорий или в расширении площадей типов резерватов, которым раньше уделяли недостаточно внимания. В нашей стране придается большое значение созданию национальных (природных) парков.

Поскольку симпозиум проходил на теплоходе, то по маршруту следования от Ростова-на-Дону до Казани его участники знакомились с природой, хозяйством и населением бассейнов Дона и Волги, с использованием и охраной ресурсов этого региона, с системой волжских водохранилищ, научными географическими центрами и историческими местами Ростова-на-Дону, Волгограда, Ульяновска, Казани. Были организованы экскурсии для ознакомления с рекреационными зонами Ростова, Казани, а также с Тольятти-Жигулевским промышленным районом и с примыкающим к нему Жигулевским заповедником. К посещению заповедника участники поездки были хорошо подготовлены благодаря подробной информации о его растительности, флоре и фауне, содержащейся в «Путеводителе»,[4] а также организованной на теплоходе выставке гербария наиболее характерных и интересных видов, в том числе эндемиков и реликтов. К настоящему времени проведена полная инвентаризация фауны и флоры заповедника, отличающихся большим экологическим разнообразием. Наряду с зональными представителями флоры лесостепи здесь встречаются таежные, степные и даже пустынные элементы. Большую (около 100 видов) своеобразную группу растений составляют третичные реликты, эндемики Среднего Поволжья — *Thymus zheguliensis*, *Astragalus zingeri* — и собственно эндемики Жигулевской возвышенности — *Elytrigia pruinofera*, *Euphorbia zhigulensis*, *Potentilla kirghisorum*.

Согласно проекту планировки Тольятти-Жигулевского промышленного района, здесь намечено создать Жигулевский природный (национальный) парк. По режиму охраны природных комплексов он будет состоять из пяти зон: 1) абсолютно заповедной (площадь современного заповедника будет расширена вдвое), 2) заказниковой, 3) туризма и индивидуального отдыха, 4) массового кратковременного отдыха, 5) гидропарка.

За время работы симпозиума комиссии «Человек и среда» ученые разных стран не только обменялись полезной и важной информацией, но и ознакомились с материализацией идей охраны природы в нашей стране. В заключение были высказаны пожелания продолжать контакты для успешного решения проблем охраны природы в мировом масштабе.

К. Р. Витко.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 14 VI 1977.

---

[3] Обстоятельно позиция о лидирующей роли современной географии в комплексной разработке проблем окружающей среды сформулирована И. П. Герасимовым в докладе «Мониторинг окружающей среды» (Современные проблемы географии. «Наука», М., 1976).

[4] Путеводитель экскурсии для участников конгресса «Русская равнина. По Дону и Волге (Ростов—Казань)». М., 1976.

Vol. LXII *№ 5*

May, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „ИЛИМ" АН КИРГИЗСКОЙ ССР